ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93

9

СЕНТЯБРЬ

280 лет
Академическое книгоиздательство России

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова,
И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova,
I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **И. И. Шамров**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. В. Гусихина, А. К. Рудзик* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 8: 29.08.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 22.08.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.9. Уч.-изд. л. 18.5. Тираж 381 экз. Тип. зак. № 502. С 171

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2008 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2008 г.

УДК 582.29

© М. П. Журбенко

ЛИХЕНОФИЛЬНЫЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ ВО ФЛОРЕ РОССИИ

M. P. ZHURBENKO. LICHENICOLOUS LICHEN SPECIES IN RUSSIAN FLORA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: mzhurb@yandex.ru

Поступила 21.06.2007

Впервые представлен список лихенофильных лишайников России, включающий 86 видов из 31 рода, которые растут на 156 видах «лишайников-хозяев» из 66 родов. Также приводятся данные о 128 видах лишайников из 58 родов, эпизодически отмечавшихся на других лишайниках. Факультативными лихенофилами являются 80 % видов, а облигатными — 20 %.

Ключевые слова: адельфопаразитизм, лихенофильные лишайники, индекс лихенофильности, лихенофлора России.

Адельфопаразитизм, или закономерное произрастание на родственных организмах, наблюдается в различных филумах органического мира, например у грибов (Рудаков, 1981), водорослей (Goff et al., 1996), цветковых растений (Терехин, 1977). Одним из частных случаев адельфопаразитизма является лихенофильность, т. е. закономерная ассоциация различных групп организмов с лишайниками. Лихенофильность широко распространена у лишайников и нелихенизированных грибов, а также известна у животных (Prinzing, Wirtz, 1997).

Несмотря на то, что лихенофлора России изучается со времен Карла Линнея (Савич, Еленкин, 1950: 215), до сих пор никто не пытался проанализировать ее с точки зрения лихенофильности. На случаи произрастания лишайников друг на друге внимание в отечественных публикациях часто также не обращалось. Вместе с тем, как показывает проведенный нами анализ литературы, лихенофильные и близкие к ним лишайники являются не только достаточно многочисленной группой в составе лихенофлоры России, но и, возможно, резервуаром ее невыявленного разнообразия, а их изучение важно для понимания биологии и эволюции лишайников в целом. На современном этапе развития лихенологии данные о лихенофильности все шире включаются в систематические обработки (Timdal, 1991), определители (Nash III, 2004), флоры (Nimis, 1993) и чек-листы (Hafellner, Türk, 2001; Santesson et al., 2004) лишайников. В этой связи привлечение внимания отечественных лихенологов к этой недостаточно изученной у нас группе лишайников особенно актуально в настоящее время, когда завершается выпуск «Определителя лишайников СССР/России» и начинается работа над «Флорой лишайников России».

Феномен лихенофильности у лишайников

Лихенофильными считают те виды лишайников, которые всегда или часто (более чем в 50 % случаев) приурочены к другим лишайникам, однако конкретные биохимические и физиологические механизмы лихенофильности практически не изучены (Lawrey, Diederich, 2003). Подавлющее большинство лихенофильных лишайников растет на поверхности тел «хозяев», некоторые растут внутри или — при цианотрофности, т. е. связи с фиксирующими азот цианолишайниками (Poelt, Mayrhofer, 1988) — бок о бок с последними. Вероятно, лихенофильные лишайники могут использовать «хозяина» как: 1) источник фотобионтов для первичной лихенизации (Friedl, 1987); 2) источник био- или некротрофного питания; 3) экологическую нишу, обеспечивающую жизненное пространство, достаточно стабильный и долгое время сохраняющийся субстрат, а также, в ряде случаев, благоприятный микроклимат (особенно в лишайниковых ценозах) и снижение конкуренции за счет ингибирования части конкурентов антибиотическими лишайниковыми веществами «хозяина».

Лихенофильные лишайники целесообразно рассматривать в сопоставлении с лихенофильными грибами. Обе группы связывает целый ряд переходных родов и видов. К пограничным, слабо, а иногда и не постоянно, лихенизированным грибам относятся, например, *Thelocarpon epibolum* Nyl., *Lichenostigma rugosum* G. Thor и *Tetramelas pulverulentus* (Anzi) A. Nordin & Tibell. Не менее 27 родов аскомицетов содержат как лихенизированные, так и нелихенизированные лихенофильные виды, что может свидетельствовать о проходящих в них эволюционных процессах лихенизации и делихенизации в ряду «лихенофильный гриб—лихенофильный лишайник—автономный лишайник», как это было показано для рода *Buellia* (Hafellner, 2004a).

Если лихенофильные грибы изучались еще в XIX в. (например, Zopf, 1896), то лихенофильные лишайники стали предметом специальных исследований относительно недавно, в работах западноевропейских лихенологов школы J. Poelt (Poelt, Doppelbauer, 1956; Poelt, 1958b; Hertel, 1970b; Rambold, Triebel, 1992, и др.). Можно предположить, что не все их виды еще описаны, а лихенофильность у многих известных видов лишайников не выявлена.

Проанализировав 846 литературных источников из мировой базы данных по лихенологической литературе (Culberson et al., 2006), мы насчитали в мире 331 вид из 64 родов лихенофильных лишайников и 1333 вида из 297 родов лихенофильных грибов. Близкие оценки приводят и другие авторы (Lawrey, Diederich, 2003). Если принять, что в мире известно около 13 500 видов лишайников и 51 500 видов нелихенизированных грибов (Kirk et al., 2001), то лихенофильными являются около 2 % видов в каждой из этих групп. Если у лишайников лихенофильность реализована только в пределах филума *Ascomycota*, причем подавляющее большинство видов относится к классу *Lecanoromycetes*, то у нелихенизированных грибов лихенофильность встречается также в филуме *Basidiomycota*, спектр классов шире, а распределение видов по классам более выровненное. У лихенофильных грибов практически все виды и около половины родов являются облигатными лихенофилами и до 95 % видов приурочены к одному роду «хозяев», тогда как подавляющее большинство лихенофильных лишайников — факультативные лихенофилы, а уровень специализации гораздо ниже. Отметим также, что у лишайников не отмечались галлообразование и приуроченность к определенным частям тела «хозяина», характерные для многих видов лихенофильных грибов.

Для анализа лихенофильности флоры лишайников России привлечены все виды лишайников из числа известных для России, которые отмечались на других лишайниках в России или соседних с ней регионах (см. Список). Включение данных извне России вполне оправдано, так как: 1) лихенофильность является, как правило, видовым или даже родовым признаком у лишайников, что отражено, в частности, в идеологии LIAS (1996—2007) и Сонорской лихенофлоры (Nash III, 2004) — одних из наиболее авторитетных современных международных лихенологических проектов; 2) лихенофильное поведение лишайников в литературе, особенно старой, часто не отмечалось. Виды в Списке отнесены нами к одной из трех групп: 1) облигатные лихенофилы, весь или почти весь жизненный цикл которых всегда проходит на других лишайниках; 2) факультативные лихенофилы, у которых по крайней мере часть жизненного цикла всегда или часто проходит на других лишайниках; 3) лишайники-оппортунисты, отмечавшиеся преимущественно на других субстратах, но также иногда на лишайниках. Облигатные лихенофилы выделены жирным шрифтом, факультативные — значком «*», лишайники-оппортунисты даны без выделения. Мы сочли целесообразным не исключать из рассмотрения группу оппортунистов, так как среди них могут быть как невыявленные факультативные лихенофилы, так и полулихенофилы, с эволюционными потенциями к лихенофильной жизненной стратегии. Однако мы не учитывали случаев очевидного «механического» захождения лишайников друг на друга, слияния зачатков различных лишайников в начале онтогенеза (Schuster et al., 1985) и частичных срастаний (Rambold, Triebel, 1992). В аннотациях приводятся все субстраты, на которых отмечались те или иные таксоны в масштабах Голарктики, «лишайники-хозяева» и основные ссылки (всего таких ссылок 151). Сокращенные обозначения субстратов: Б — бриофиты, Д — древесина, Км — камень, Кр — кора, Л — лишайники (для тех случаев, когда конкретные таксоны не были указаны), П — почва, РО — растительные остатки. Дополнительные субстраты, на которых таксоны отмечались гораздо реже, чем на основных, даны в скобках. В качестве «хозяев» нами учтены все лишайники из числа известных для России, на которых отмечались те или иные лихенофилы в пределах Голарктики. Кстати, такой же обобщающий подход к списку «хозяев» лихенофильных видов использован и в последних выпусках «Определителя лишайников России» (см., например, Кондратюк и др., 2004). Отметим, что на сегодняшний день это один из самых полных каталогов лихенофильных лишайников и их «хозяев» в мире. Данные о присутствии видов лишайников в России взяты из «Определителя лишайников СССР» (1971—1978), «Определителя лишайников России» (1996—2004), списка лишайников заповедников России (Урбанавичюс, Урбанавичене, 2004) и списка лишайников Арктики (Kristinsson et al., 2006). Система филума *Ascomycota* принята по O. E. Eriksson (2006).

Аннотированный список лихенофильных и близких к ним лишайников России

Absconditella lignicola Vězda et Pisut — Д, РО, Б, (отмершая *Peltigera britannica* (Gyelnik) Holt.-Hartw. et Tønsberg) (Coppins, 1994).

**Acarospora brevilobata* H. Magn. — Км, *Rhizocarpon* spp. (Magnusson, 1940; Голубкова, 1978).

**A. heufleriana* Körb. — Км, начинает онтогенез на *Lecanora valesiaca* (Müll. Arg.) Stizenb. (Poelt, Steiner, 1971).

**A. hospitans* H. Magn. — Км, *Aspicilia mastrucata* (Wahlenb.) Th. Fr., *Bellemerea cinereorufescens* (Ach.) Clauzade et Cl. Roux, *Lecanora* sp., *Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel (Magnusson, 1929; Poelt, 1958b; Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

**A. impressula* Th. Fr. incl. f. *tominiana* (H. Magn.) N. S. Golubk. — Км, *Aspicilia calcarea* (L.) Mudd, *A. polychroma* Anzi (Magnusson, 1929; Голубкова, 1978; Nimis, 1993).

**A. insolata* H. Magn. — Км, *Immersaria athroocarpa* (Ach.) Rambold et Pietschm., *Rhizocarpon* sp. (Голубкова, 1978; Rambold, Triebel, 1992).

**A. interposita* H. Magn. — Км, *Tephromela atra* (Hudson) Hafellner, *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (Magnusson, 1929).

**A. invadens* H. Magn. — Км, *Aspicilia asiatica* (H. Magn.) Oxner, *A. maculata* (H. Magn.) Oxner, *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman (Magnusson, 1940, 1944).

**A. jenisejensis* H. Magn. — Км, *Dimelaena oreina*, *Lecanora baicalensis* Zahlbr. (Magnusson, 1940, 1944; Голубкова, 1978).

**A. novae-zemliae* H. Magn. — Км, *Aspicilia* sp., *Rhizocarpon geographicum*, *Tremolecia atrata* (Magnusson, 1929).

**A. reagens* Zahlbr. — П, Б, РО, *Diploschistes diacapsis* (Ach.) Lumbsch, *D. gypsaceus* (Ach.) Zahlbr., *D. scruposus* (Schreb.) Norman (Голубкова, 1978; Rambold, Triebel, 1992).

**A. schleicheri* (Ach.) Massal. — П, РО, обычно начинает онтогенез на видах *Diploschistes*, таких как *D. diacapsis*, *D. muscorum* (Scop.) R. Sant. (Magnusson, 1929; Poelt, Vězda, 1977; Голубкова, 1978).

**A. strigata* (Nyl.) Jatta — Км, *Aspicilia maculata* и *Staurothele areolata* (Ach.) Lettau (Rambold, Triebel, 1992).

Agonimia gelatinosa (Ach.) M. Brand et Diederich, syn. *Polyblastia gelatinosa* (Ach.) Th. Fr. — П, Б, РО, (замшелый Км), (*Peltigera rufescens*) (Purvis et al., 1992; Alstrup, 2004; Santesson et al., 2004).

A. tristicula (Nyl.) Zahlbr. — П, Б, (Кр), (*Collema* spp., *Dermatocarpon miniatum* (L.) W. Mann, *Peltigera canina* (L.) Willd., *P. rufescens* (Weiss) Humb., *Placynthium asperellum* (Ach.) Trevisan) (Purvis et al., 1992; Martínez, Hafellner, 1998; Øvstedal, Lewis Smith, 2001; Hafellner et al., 2005).

Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid., syn. *Karschia vagans* (Müll. Arg.) Arnold — Кр, Д, Б, Км, (*Lecanora polytropa* (Hoffm.) Rabenh., *L. umbrina* (Ach.) A. Massal.) (Hafellner, 2004a; Santesson et al., 2004).

Anzina carneonivea (Anzi) Scheid. — Б, Кр, Д, (*Cladonia* sp.) (Hafellner, 2000; Santesson et al., 2004).

Arctomia delicatula Th. Fr. var. *delicatula* — П, Б, (Кр), (*Parmelia omphalodes* (L.) Ach. subsp. *glacialis* Skult, *Polychidium muscicola* (Sw.) Gray) (Coppins, 2000; Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

A. interfixa (Nyl.) Vain. — П, Б, (Л) (Santesson et al., 2004).

Arthonia apatetica (A. Massal) Th. Fr. — Кр, Д, (Л) (Hafellner, Türk, 2001; Santesson et al., 2004).

A. muscigena Th. Fr. — Б, Кр, Д, (*Bacidina chloroticula* (Nyl.) Vězda & Poelt, *Fellhanera bouteillei* (Desm.) Vězda, *Peltigera polydactylon* (Necker) Hoffm.) (Martínez, Hafellner, 1998; Diederich, Sérusiaux, 2000; Etayo, 2000; Santesson et al., 2004).

**Arthrorhaphis alpina* (Schaer.) R. Sant. — П, Б, обычно (?) начинает онтогенез на *Baeomyces rufus* (Hudson) Rebent., чешуйках *Cladonia* или других отмерших лишайниках (Obermayer, 1994, 1996).

**A. citrinella* (Ach.) Poelt — П, Б, может начинать онтогенез на *Baeomyces rufus*, чешуйках *Cladonia* или других (отмерших) лишайниках (Obermayer, 1994, 1996).

**A. grisea* Th. Fr. — П, начинает онтогенез на *Baeomyces carneus* Flörke, *B. placophyllus* Ach., *B. rufus* или *Dibaeis baeomyces* (L. f.) Rambold et Hertel (Obermayer, 1994; Ihlen, 1998).

**A. vacillans* Th. Fr. — П, начинает онтогенез на *Baeomyces placophyllus*, *B. rufus* (Santesson et al., 2004).

Bacidia bagliettoana (A. Massal. et De Not.) Jatta — Б, РО, (Кр), (*Peltigera rufescens*, *P. praetextata* (Sommerf.) Zopf) (Martínez, Hafellner, 1998; Santesson et al., 2004).

B. herbarum (Stizenb.) Arnold — Б, РО, П, Км?, (*Peltigera neckeri* Müll. Arg., *Solorina saccata* (L.) Ach.) (Purvis et al., 1992; Martínez, Hafellner, 1998; Hafellner, 2000).

Bacidina arnoldiana (Körb.) V. Wirth et Vězda — Кр, Км, (*Solorina crocea* (L.) Ach.) (Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

B. chloroticula (Nyl.) Vězda et Poelt — Кр, Д, (отмершая *Peltigera* sp.) (Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

B. delicata (Leight.) V. Wirth et Vězda — Км (обычно поверх бриофитов), Кр, (*Peltigera* sp.) (Purvis et al., 1992; Hawksworth, Miadlikowska, 1997).

B. neglecta (Vězda) Vězda — Кр, Б, Д (гниющая), листья, (отмершая *Peltigera* sp.) (Poelt, Vězda, 1990; Голубкова, 2003).

Biatora fallax Hepp — Км, (Б), (Л) (Printzen, Tønsberg, 1999).

B. vernalis (L.) Fr. — Б, Кр, Д, (*Peltigera rufescens*) (Martínez, Hafellner, 1998; Santesson et al., 2004).

**Bryodina rhypariza* (Nyl.) Hafellner var. *rhypariza*, var. *cyanotropha* Poelt et H. Mayrhofer — Б, (П), (Км); факультативный или облигатный цианотроф на *Ephebe* и колониях цианобактерий рода *Stigonema* (Poelt, Mayrhofer, 1988; Santesson et al., 2004).

Bryonora castanea (Hepp) Poelt — Б, РО, (Кр), (Д), (отмершая *Protopannaria pezizoides* (Weber) P. M. Jørg. et S. Ekman) (Santesson et al., 2004; Zhurbenko et al., 2006).

B. pruinosa (Th. Fr.) Holt.-Hartw. — РО, (отмершие Л) (Holtan-Hartwig, 1991).

Buellia aethalea (Ach.) Th. Fr. — Км, (Л) (Scheidegger, 1987; Santesson et al., 2004).

B. arborea Coppins et Tønsberg — Кр, Д, (*Cyphelium inquinans* (Sm.) Trevis., *Lecanora varia* (Hoffm.) Ach.) (Foucard, Nordin, 1999).

**B. badia* (Fr.) A. Massal. — Км, начинает онтогенез на различных эпилитах, таких как *Dimelaena oreina*, *Lecidea tessellata* Flörke, *Protoparmeliopsis muralis* (Schreber) M. Choisy, виды *Acarospora*, *Aspicilia*, *Caloplaca*, *Diploschistes*, *Melanelia*, *Neofuscelia*, *Rhizocarpon*, *Rinodina*, *Umbilicaria*, *Xanthoparmelia* (Scheidegger, 1993; Calatayud, Barreno, 1994; Alstrup et al., 2000; Kudratov, Mayrhofer, 2002; Bungartz, Nash, 2004; Santesson et al., 2004).

**B. concinna* Th. Fr. — Км, обычно начинает онтогенез на различных эпилитах, таких как *Amandinea coniops* (Wahlenb.) Scheid., *Buellia uberior* Anzi, *Melanelia disjuncta* (Erichsen) Essl., *Physcia* sp., *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner, *Pseudephebe minuscula* (Arnold) Brodo et D. Hawksw. (Rambold, Triebel, 1992; Scheidegger, 1993).

B. insignis (Hepp) Körb. — Б (отмершие), (Л) (Santesson et al., 2004).

**B. jugorum* (Arnold) Arnold — Км, обычно начинает онтогенез на различных эпилитах, включая *Placynthiella* sp. (Scheidegger, 1993; Hafellner, 2004a).

B. miriquidica Scheid. — *Schaereria fuscocinerea* (Nyl.) Clauzade et Cl. Roux (Scheidegger, 1987).

**B. uberior* Anzi — Км, обычно начинает онтогенез на *Schaereria fuscocinerea* (Scheidegger, 1987).

Calicium corynellum (Ach.) Ach. — Км, (лепрозные Л, в основном — *Haematomma ochroleucum* (Neck.) J. R. Laundon) (Nimis, 1993; Tibell, 1999).

**Caloplaca alcarum* Poelt — Км, может начинать онтогенез на *Lecanora contractula* Nyl. (Hansen et al., 1987).

C. ammiospila (Ach.) H. Olivier — П, Б, РО, (Кр), (Д), (старые или отмершие *Collema ceraniscum* Nyl., *Fuscopannaria praetermissa* (Nyl.) P. M. Jørg., *Lecidea* sp., *Pannaria hookeri* (Sm.) Nyl., *Parmelia sulcata* Taylor, *Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyeln., *Pertusaria bryontha* (Ach.) Nyl., *Phaeorrhiza nimbosa* (Fr.) H. Mayrhofer et Poelt, *Rinodina terrestris* Tomin, *Sphaerophorus fragilis* (L.) Pers., *Stereocaulon arcticum* Lynge) (Lynge, 1928; Øvstedal, Lewis Smith, 2001; Zhurbenko, 2002; Кондратюк и др., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006; Zhurbenko et al., 2006).

C. arenaria (Pers.) Müll. Arg. non auct. — Км, (накипные Л) (Purvis et al., 1992; Кондратюк и др., 2004).

**C. castellana* (Räsänen) Poelt s. str. excl. *C. invadens* Lynge — обычно цианотроф на *Placynthium asperellum* и *P. nigrum* (Hudson) Gray и колониях цианобактерий, растущих на камне (Poelt, Hinteregger, 1993; Alstrup et al., 2000).

C. cerina (Hedwig) Th. Fr. — Кр, Д, Км, Б, РО, кость, (старые или отмершие *Leptogium* cf. *arcticum* P. M. Jørg., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. didactyla* (With.) J. R. Laundon, *P. malacea* (Ach.) Funck, *P. rufescens*, *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, *Rinodina terrestris*, *Sticta arctica* Degel.) (Martínez, Hafellner, 1998; Кондратюк и др., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006; Zhurbenko et al., 2006).

**C. coronata* (Körb.) J. Steiner — Км, эпилитные виды *Aspicilia*, *Catapyrenium*, *Rinodina*, *Verrucaria* (Кондратюк и др., 2004; Santesson et al., 2004).

**C. diphyes* (Nyl.) H. Olivier — Км, *Lecanora polytropa* (Кондратюк и др., 2004; Santesson et al., 2004).

C. epithallina Lynge — эпилитные *Acarospora* sp., *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *Calvitimela armeniaca* (DC.) Hafellner, *Dimelaena oreina, «Lecanora» crustacea* (Savicz) Zahlbr., *Lecidea atrobrunnea* (Lam. et DC.) Schaer., *Melanelia disjuncta, M. sorediata* (Ach.) Goward et Ahti, *M. tominii* (Oxner) Essl., *Ochrolechia tartarea* (L.) A. Massal., *Pleopsidium chlorophanum* (Wahlenb.) Zopf, *P. flavum* (Bellardi) Körb., *Protoparmeliopsis muralis, Psorinia conglomerata* (Ach.) Gotth. Schneider, *Rhizocarpon disporum* (Hepp) Müll. Arg., *Rhizoplaca chrysoleuca* (Sm.) Zopf, *R. melanophthalma* (DC.) Leuckert et Poelt, *R. peltata* (Ramond) Leuckert et Poelt, *R. subdiscrepans* (Nyl.) R. Sant., *Stereocaulon* sp., *Umbilicaria cylindrica* (L.) Duby, *U. hyperborea* (Ach.) Hoffm., *U. krascheninnikowii* (Savicz) Zahlbr., *Verrucaria nigrescens* Pers. (Poelt, 1985; Rambold, Triebel, 1992; Седельникова, 1993; Журбенко, 2000; Седельникова, 2001; Santesson et al., 2004).

C. grimmiae (Nyl.) H. Olivier — *Candelariella coralliza* (Nyl.) H. Magn., *C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg., (Б рода *Grimmia*) (Poelt, Hinteregger, 1993; Кондратюк и др., 2004).

C. invadens Lynge — эпилитные *Lecanora* sp., *Physcia caesia* (Hoffm.) Fürnr., *Rhizocarpon geminatum* Körb. (Santesson et al., 2004; Alstrup at al., 2000).

C. lactea (A. Massal.) Zahlbr. — Км, (накипные Л, например *Verrucaria nigrescens*) (Rambold, Triebel, 1992; Кондратюк и др., 2004).

C. nivalis (Körb.) Th. Fr. — Б (эпилитные), (РО), (*Miriquidica instrata* (Nyl.) Hertel & Rambold) (Rambold, Triebel, 1992; Кондратюк и др., 2004).

C. oxfordensis Hedrick — Км, (*Caloplaca decipiens* (Arnold) Blomb. et Forss.) (Hafellner, Wieser, 2000; Кондратюк и др., 2004).

C. psoricida E.S. Hansen, Poelt, Søchting — *Psora rubiformis* (Ach.) Hook. (Hansen et al., 1987; Журбенко, Матвеева, 2006).

C. saxicola (Hoffm.) Nordin — Км, (эпилитные Л), (Д) (Kudratov, Mayrhofer, 2002; Кондратюк и др., 2004).

C. sinapisperma (Lam. et DC.) Maheu et A. Gillet — Б, РО, (Кр), (Л) (Кондратюк и др., 2004).

C. tetraspora (Nyl.) H. Olivier — Б, РО, (отмершие *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm., *Stereocaulon rivulorum* H. Magn.) (Zhurbenko, 1998; Журбенко, Матвеева, 2006).

C. tetrasporella (Nyl.) H. Olivier — Б, РО, (отмершая *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm.) (Кондратюк и др., 2004).

**C. thallincola* (Wedd.) Du Rietz — Км, *Verrucaria maura* Wahlenb. (Purvis et al., 1992).

C. tiroliensis Zahlbr. — Б, РО, (Д), (старые или отмершие *Fuscopannaria praetermissa*, *Peltigera aphthosa, P. didactyla, P. malacea, Physconia muscigena*, *Rinodina terrestris*, *Sticta arctica*) (Кондратюк и др., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006; Zhurbenko et al., 2006).

C. velana (A. Massal.) Du Rietz — Км, (*Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr.) (Obermayer, 1993; Кондратюк и др., 2004).

C. xanthostigmoidea (Räsänen) Zahlbr., syn. *Caloplaca epiphyta* Lynge — Кр, Д, П, Б, (*Placynthium asperellum*) (Alstrup et al., 2000; Кондратюк и др., 2004).

**Calvitimela armeniaca* (DC.) Hafellner — Км, может начинать онтогенез на *Sporastatia testudinea* (Ach.) A. Massal. (Poelt, Grube, 1993a).

Candelariella athallina (Wedd.) Du Rietz — Км, (Л — f. *parasitica* Erichsen) (Poelt, 1958b; Santesson et al., 2004).

C. aurella (Hoffm.) Zahlbr., syn. *C. dispersa* (Räsänen) Hakul. — Км, П, Кр, Д, (*Collema tenax* (Sw.) Ach. emend. Degel. var. *substellatum* (H. Magn.) Degel., *Phaeophyscia sciastra* (Ach.) Moberg, *Physconia muscigena*, *Placynthiella* sp., *Placynthium asperellum*, *P. nigrum*, *P. pannariellum* (Nyl.) H. Magn.; факультативный цианотроф) (Poelt, Vězda, 1977; Poelt, Mayrhofer, 1988; Alstrup, 1991; Alstrup et al., 2000; Hansen, 2002; Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

C. citrina de Lesd., syn. *C. terrigena* Räsänen — П, Б, (РО) (*Fuscopannaria praetermissa*, *Megaspora verrucosa* (Ach.) Hafellner et V. Wirth, *Rinodina terrestris*) (Zhurbenko et al., 2006).

C. coralliza (Nyl.) H. Magn. — Км, (Д), (Л) (Макаревич, 1971a).

C. kuusamoënsis Räsänen — П, Б, РО, (Км), (Л, например, *Melanohalea infumata* (Nyl.) O. Blanco et al.) (Alstrup et al., 2000; Santesson et al., 2004).

C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. — Км, Кр, Д, Б, кость, (Л, например, *Acarospora heufleriana*, *Aspicilia maculata*, *Parmelia* sp.) (Макаревич, 1971a; Rambold, Triebel, 1992; Kudratov, Mayrhofer, 2002).

**Carbonea assimilis* (Körb.) Hafellner et Hertel — Км, начинает онтогенез на эпилитных лишайниках, таких как *Aspicilia cinerea*, *Lecanora frustulosa* (Dickson) Ach., *L. rupicola* (L.) Zahlbr., *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach., *Pertusaria pseudocorallina* (Lilj.) Arnold, *Rhizocarpon geographicum*, *Tephromela atra* (Rambold et Triebel, 1992; Hafellner, 1996; Андреев, 2003).

C. atronivea (Arnold) Hertel — Км, (*Lecidella* sp.) (Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

**C. invadens* (H. Magn.) Andreev, syn. *Lecidea invadens* H. Magn., non *Carbonea invadens* R. Sant. et Rambold ined. — Км, начинает онтогенез на *Rhizocarpon geographicum* (Магнуссон, 1927; Андреев, 2003).

Catillaria atomarioides (Müll. Arg.) H. Kilias — Км, (*Lecanora polytropa*) (Hafellner, Türk, 1995; Santesson et al., 2004).

C. nigroclavata (Nyl.) Schuler — Кр, (Д), (Км), (*Lobaria scrobiculata* (Scop.) DC., *Nephroma resupinatum* (L.) Ach., *Peltigera canina*, *P. horizontalis* (Hudson) Baumg., виды *Anaptychia*, *Parmelia*, *Parmelina*, *Pertusaria*, *Physcia*) (Rambold, Triebel, 1992; Hafellner, 1994; Martínez, Hafellner, 1998; Tretiach, Hafellner, 1998; Boqueras, 2000; Santesson et al., 2004).

**Cladonia luteoalba* Wheldon et A. Wilson — П, часто в симбиозе с *Cladonia borealis* S. Stenroos, *C. coccifera* (L.) Willd., *C. metacorallifera* Asahina (Rambold, Triebel, 1992).

**Dacampia hookeri* (Borrer) A. Massal. — П, может начинать онтогенез на *Solorina bispora* Nyl., *S. octospora* (Arnold) Arnold, *S. saccata* (Henssen, 1995; Alstrup et al., 2000).

**Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. — П, Б, онтогенез обычно начинается на других лишайниках, особенно на видах *Cladonia*, таких как *C. cervicornis* (Ach.) Flot., *C. chlorophaea* (Sommerf.) Spreng., *C. coniocraea* (Flörke) Spreng., *C. pocillum* (Ach.) Grognot, *C. pyxidata*, *C. rangiformis* Hoffm., *C. symphycarpia* (Flörke) Fr., а также на *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., *Stereocaulon depressum* (Frey) I. M. Lamb, *S. groenlandicum* (Dahl) I.M. Lamb, *S. rivulorum*, *S. subcoralloides* (Nyl.) Nyl. (Purvis et al., 1992; Hafellner, 1994; Hafellner, Türk, 1995; Diederich, Sérusiaux, 2000; Santesson et al., 2004; Suija, 2005; неопубликованные данные М. П. Журбенко).

**Diplotomma alboatrum* (Hoffm.) Flot., syn. *Buellia nivalis* (Bagl. et Carestia) Hafellner — Км, Кр, Д, онтогенез нередко начинается на *Caloplaca cirrochroa* (Ach.) Th. Fr., *C. flavovirescens* (Wulfen) Dalla Torre & Sarnth., *C. obliterans* (Nyl.) Blomb. et Forss., *C. trachyphylla* (Tuck.) Zahlbr., *C. verruculifera* (Vain.) Zahlbr., *C. xantholyta* (Nyl.) Jatta, *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr., *X. sorediata* (Vain.) Poelt (Alstrup, Hawksworth, 1990; Obermayer, 1993; Santesson, 1993; Alstrup, Olech, 1996; Etayo, Breuss, 1996; Nordin, 1996; Santesson et al., 2004).

**D. venustum* Körb. — Км, онтогенез может начинаться на леканороидных лишайниках, например, на *Protoparmeliopsis admontensis* (Zahlbr.) Hafellner, *P. muralis* (Nordin, 2000; Santesson et al., 2004; Hafellner et al., 2005).

**Epilichen glauconigellus* (Nyl.) Hafellner — П, начинает онтогенез на *Baeomyces carneus*, *B. placophyllus*, *B. rufus* (Ihlen, 1998; Santesson et al., 2004).

**E. scabrosus* (Ach.) Clem. — П, начинает онтогенез на *Baeomyces carneus*, *B. placophyllus*, *B. rufus* (Santesson et al., 2004).

Fulgensia schistidii (Anzi) Poelt — Б (эпилитные, преимущественно из родов *Grimmia*, *Schistidium*), (эпилитная *Collema* sp.) (Hafellner et al., 2005).

**Halecania alpivaga* (Th. Fr.) M. Mayrhofer, syn. *Lecania thallophila* H. Magn. — Км, эпилитные *Collema parvum* Degel., *Dermatocarpon* sp., *Physcia caesia*; *P.* spp., *Toninia* sp., часто как цианотроф на видах *Placynthium* (например, *P. asperellum*) или колониях цианобактерий (Poelt, 1958b; Poelt, Mayrhofer, 1988; Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

**Immersaria athroocarpa* (Ach.) Rambold et Pietschm. — Км, эпилитные Л, например, виды *Aspicilia* (Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

**I. cupreoatra* (Nyl.) Calatayud et Rambold — Км, эпилитные Л, например виды *Buellia* (Rambold, Triebel, 1992).

Japewia tornoënsis (Nyl.) Tønsberg — Кр, Д, Б, РО, (Км), (старые или отмершие *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. coccifera*, *C. macroceras* (Delise) Hav., *C. pocillum*, *Fuscopannaria praetermissa*, *Melanelia hepatizon* (Ach.) A. Thell, *Parmelia omphalodes* subsp. *glacialis*, *Peltigera* sp., *Sphaerophorus fragilis*) (Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006; Zhurbenko et al., 2006).

Lecania triseptata (Vain.) Zahlbr. — растет внутри слоевища *Caloplaca polycarpoides* (J. Steiner) M. Steiner et Poelt coll., лихенизирована слабо (van den Boom, Khodosovtsev, 2004).

Lecanographa abscondita (Th. Fr.) Egea et Torrente, syn. *Opegrapha abscondita* Th. Fr. — Км, (? эпилитные Л) (Santesson et al., 2004).

Lecanora argopholis (Ach.) Ach. — Км, (РО), (Л, например, *Psora globifera* (Ach.) A. Massal.) (Santesson et al., 2004).

L. baicalensis Zahlbr., syn. *Lecanora subisabellina* H. Magn. — Км, нередко начинает онтогенез на *Dimelaena oreina* и, возможно, других лишайниках (Poelt, Grube, 1993b).

L. dispersa (Pers.) Sommerf. — Км, (*Aspicilia calcarea*, ? *Dermatocarpon miniatum*) (Poelt, 1969; Santesson et al., 2004).

L. flotowiana Spreng., syn. *Lecanora dispersa* f. *coniopta* (Fr.) Arnold, (?) *Lecanora invadens* H. Magn. — Км, (*Aspicilia asiatica* (?), *Dermatocarpon miniatum*, *Placynthium asperellum*, *Verrucaria* sp.) (Rambold, Triebel, 1992; Poelt et al., 1995; Alstrup et al., 2000).

L. frustulosa (Dicks.) Ach. — Км, иногда как факультативный цианотроф на видах *Placynthium* и *Pyrenopsis* и свободноживущих цианобактериях (Poelt, Mayrhofer, 1988; Santesson et al., 2004).

L. gyrophorina Poelt et Zhurb. — *Umbilicaria hyperborea*; лихенизирована слабо (Poelt et al., 1996).

L. hagenii (Ach.) Ach. var. *fallax* Hepp — РО, Б (отмершие), (П), (отмершие Л) (Zhurbenko et al., 2006).

L. leptacinella Nyl. — Б, РО, (отмирающие *Cladonia coccifera*, *Sphaerophorus fragilis*) (Obermayer, Poelt, 1994; Zhurbenko, Alstrup, 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

L. mosigiicola (Eitner) Hertel et Rambold — *Orphniospora mosigii* (Körb.) Hertel et Rambold, возможно, на поздних стадиях жизненного цикла способна расти автономно на камне (Hertel, 1970b; Rambold, Triebel, 1992; Андреев, 2003).

L. sulphurea (Hoffm.) Ach. — Км, (Л, например, *Tephromela atra*) (Hertel, 1970b; Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

L. xanthostoma Fröberg — Км, (*Aspicilia calcarea*, *Lecanora contractula*) (Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

Lecidea atrobrunnea (Lam. et DC.) Schaer. — Км, (*Lecidea silacea* Ach.) (Hertel, 1970b; Santesson et al., 2004).

L. lapicida (Ach.) Ach. var. *pantherina* Ach., syn. *Lecidea symphycarpea* Lynge, *L. cyanea* (Ach.) Röhl. — Км, также отмечена заходящей на соседние лишайники, например на *Lecidea confluens* (Weber) Ach., *Tremolecia atrata* (Lynge, 1928).

L. tessellata Flörke var. *tessellata* — Км, нередко начинает онтогенез на различных накипных эпилитных лишайниках, особенно на *Aspicilia candida* (Anzi) Hue, *A. cinerea*, *A. mastrucata* coll. (Hertel, 1970b; Hafellner, Türk, 1995; Hafellner, 2000; Santesson et al., 2004).

Lecidella bullata Körb. — Км, (накипные эпилитные Л) (Hertel, 1970b). Таксономическое положение вида требует уточнения.

L. carpathica Körb. — Км, (накипные эпилитные Л) (Hertel, 1970b).

L. euphorea (Flörke) Hertel — Кр, Д, Б, (отмирающая *Fuscopannaria leucophaea* (Vahl) P. M. Jørg.) (Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

L. stigmatea (Ach.) Hertel et Leuckert — Км, (накипные эпилитные Л) (Hertel, 1970b).

Leciophysma finmarkicum Th. Fr. — Б, РО, (Л) (Poelt, 1969; Santesson et al., 2004).

Lepraria neglecta (Nyl.) Lettau — Км, П, Б, (Кр), (Л) (Øvstedal, Lewis Smith, 2001; Santesson et al., 2004).

Lichenostigma rugosum G. Thor — *Diploschistes actinostomus* (Ach.) Zahlbr., *D. gypsaceus*, *D. muscorum*, *D. scruposus*; этот вид обычно относят к лихенофильным, нелихенизированным грибам, однако иногда (когда развивается на диске апотециев хозяев) он бывает слабо лихенизирован (Thor, 1985; Diederich, 1986).

**Lichinodium sirosiphoideum* Nyl. — Л, особенно *Melanelia stygia* (L.) Essl., *Parmelia fraudans* (Nyl.) Nyl., *P. saxatilis, P. sulcata* и *Pertusaria panyrga* (Ach.) A. Massal., (Б), (Кр), (Км) (Poelt, 1969; Arvidsson, 1979; Santesson et al., 2004).

Lopadium coralloideum (Nyl.) Lynge — Б, РО, П, (отмирающий *Stereocaulon arcticum*) (Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

L. pezizoideum (Ach.) Körb. — Б, РО, П, (отмирающий *Stereocaulon vesuvianum* Pers.) (Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

Melanelia hepatizon (Ach.) A. Thell — Км, (Б), (отмирающая *Solorina crocea*) (Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

Micarea peliocarpa (Anzi) Coppins et R. Sant. — Кр, Д, (отмершие Б), (Км), (*Aspicilia* sp., *Cladonia pyxidata*, *Lobaria amplissima*, *L. pulmonaria* (L.) Hoffm., *Neofuscelia* sp., *Peltigera* sp.) (Hawksworth, Miadlikowska, 1997; Martínez, Hafellner, 1998; Diederich, Sérusiaux, 2000; Santesson et al., 2004; Hafellner et al., 2005).

M. prasina Fr. — Кр, Д, (РО), (П), (Км), (*Pseudocyphellaria* spp.) (Purvis et al., 1992; Kondratyuk, Galloway, 1995; Santesson et al., 2004).

Miriquidica complanata (Körb.) Hertel et Rambold — Км, (*Rhizocarpon geographicum*) (Андреев, 2003).

**M. griseoatra* (Flot.) Hertel et Rambold — Км, нередко начинает онтогенез на эпилитных *Acarospora fuscata* (Schrad.) Th. Fr., *Lecanora polytropa* agg., *Lecidea* sp., *Rhizocarpon* sp. (Hertel, 1970b; Rambold, Triebel, 1992).

M. intrudens (H. Magn.) Hertel et Rambold — начинает онтогенез на эпилитных *Aspicilia* sp., *Diploschistes* sp., *Lecidea confluens*, *L. lapicida*, *Miriquidica nigroleprosa* (Vain.) Hertel et Rambold var. *liljenstroemii* (Du Rietz) Owe-Larsson et Rambold, *Porpidia* sp., *Protoparmelia* sp., *Rhizocarpon geographicum* (особенно часто), *Schaereria fuscocinerea*, впоследствии, возможно, способна расти автономно на камне (Rambold, Triebel, 1992; Owe-Larsson, Rambold, 2001; Андреев, 2003).

M. nigroleprosa (Vain.) Hertel et Rambold var. *nigroleprosa* — Км, (виды *Bellemerea* и *Rhizocarpon*) (Андреев, 2003).

M. nigroleprosa (Vain.) Hertel et Rambold var. *liljenstroemii* (Du Rietz) Owe-Larsson et Rambold — Км, (виды *Rhizocarpon* и *Schaereria*) (Андреев, 2003).

Mycobilimbia carneoalbida (Müll. Arg.) S. Ekman et Printzen — Б, Кр, (*Peltigera rufescens*) (Martínez, Hafellner, 1998; Santesson et al., 2004).

M. hypnorum (Lib.) Kalb. et Hafellner — Б, (Кр), (*Peltigera elisabethae* Gyeln.) (Hafellner, 2000; Santesson et al., 2004).

M. tetramera (De Not.) Vitik. et al. — Б, (Кр), (? Км), (*Peltigera* sp.) (Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

Myxobilimbia lobulata (Sommerf.) Hafellner — П, Б, (*Peltigera* sp.) (Hawksworth, Miadlikowska, 1997; Santesson et al., 2004).

M. microcarpa (Th. Fr.) Hafellner — Б, П, (*Peltigera elisabethae*) (Hafellner, 2000; Santesson et al., 2004).

M. sabuletorum (Schreb.) Hafellner — Б, РО, Кр, (*Peltigera rufescens*) (Martínez, Hafellner, 1998; Santesson et al., 2004).

Normandina acroglypta (Norman) Aptroot, syn. *Lauderlindsaya acroglypta* (Norman) R. Sant. — Кр, Б, П, (Л) (Hafellner, Türk, 2001; Херманссон и др., 2006).

N. pulchella (Borrer) Nyl. — Кр, Б, (Км), (Л, такие как *Collema flaccidum* (Ach.) Ach., *Degelia* spp., *Pannaria* spp., *Parmeliella triptophylla* (Ach.) Müll. Arg., *P.* spp.) (Окснер, 1977а; Purvis et al., 1992; Suppan et al., 2000; Santesson et al., 2004).

Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold — П, Б, РО, Кр, Км, (Л), (Д) (Макаревич, 1971б; Thomson, 1997; Santesson et al., 2004).

O. frigida (Sw.) Lynge — П, РО, Б, (Кр), (Л); очень «агрессивный» вид, прорастающий в соседние лишайники, такие как *Allocetraria madreporiformis* (Ach.) Kärnefelt et A. Thell, *Arctocetraria nigricascens* (Nyl.) Kärnefelt & A. Thell, *Brodoa oroarctica* (Krog) Goward, *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cetrariella delisei* (Schaer.) Kärnefelt et A. Thell, *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell, *Parmelia omphalodes* subsp. *glacialis*, *Peltigera aphthosa*, *Pseudephebe pubescens* (L.) M. Choisy, *Stereocaulon arcticum*, *Sticta arctica*, и постепенно их «поглощающий» (Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

Pertusaria coccodes (Ach.) Nyl. — Кр, (Д), (Км), (накипные Л) (Макаревич, 1971в; Santesson et al., 2004).

P. geminipara (Th. Fr.) Brodo — Б, (Кр), (Л) (Poelt, 1969; Santesson et al., 2004).

P. hemisphaerica (Flörke) Erichsen — Кр, (Км), (Л) (Макаревич, 1971в; Santesson et al., 2004).

P. panyrga (Ach.) A. Massal. — П, Б, РО, (Кр), (Л) (Макаревич, 1971в; Santesson et al., 2004).

Phylliscum demangeonii (Moug. et Mont.) Nyl. — Км, (*Aspicilia* sp., *Ochrolechia frigida*) (Alstrup, Hawksworth, 1990; Rosso et al., 1999; Santesson et al., 2004).

**Placocarpus schaereri* (Fr.) Breuss, syn. *Dermatocarpon monstrosum* (Schaer.) Vain. — Км, может начинать онтогенез на других лишайниках, особенно на *Protoparmeliopsis muralis* (Rambold, Triebel, 1992; Diederich, Sérusiaux, 2000; Hafellner, Türk, 2001).

Placynthiella hyporhoda (Th. Fr.) Coppins et P. James — П, (*Peltigera aphthosa*, *P. scabrosa* Th. Fr.) (Santesson et al., 2004; Alstrup et al., 2005).

**Polysporina lapponica* (Schaer.) Degel., syn. *Polysporina dubia* (H. Magn.) Vězda — обычно растет как патоген в слоевище различных лишайников, таких как *Acarospora* cf. *anomala* H. Magn., *A. fuscata*, *A. nitrophila* H. Magn., *A. sinopica* (Wahlenb.) Körb., *Candelariella vitellina*, *Lecanora polytropa*, *Lecidea plana* (J. Lahm) Nyl., *Staurothele* spp., однако, возможно, также способна к автономному существованию на камне, изредка на древесине (Голубкова, 1988; Rambold, Triebel, 1992; Calatayud et al., 1995; Alstrup, Svane, 1998; Alstrup et al., 2000; Santesson et al., 2004; Knudsen, 2005).

Porina mammillosa (Th. Fr.) Vain. var. *mammillosa* — Б, П, РО, Л, (Км) (Макаревич, 1977).

**Protoparmelia atriseda* (Fr.) R. Sant. et V. Wirth — Км, начинает онтогенез на накипных лишайниках, особенно на *Rhizocarpon geographicum*, *R. lecanorinum* Anders (Poelt, Leuckert, 1991).

**P. badia* (Hoffm.) Hafellner — Км, может начинать онтогенез на накипных лишайниках, таких как *Rhizocarpon lecanorinum* (Poelt, Grube, 1992; Clayden, 1997).

**P. cupreobadia* (Nyl.) Poelt — Км, может начинать онтогенез на накипных лишайниках, особенно на *Rhizocarpon geographicum* coll. (Poelt, Leuckert, 1991).

**P. picea* auct. — Км, может начинать онтогенез на накипных лишайниках (Poelt, Grube, 1992).

**Protoparmeliopsis laatokkaënsis* (Räsänen) Moberg et R. Sant. — Км, может начинать онтогенез на видах *Aspicilia*, *Candelariella*, *Lecidea*, *Rhizocarpon* (Poelt, Grube, 1993b; Ryan, Nash III, 1993; Hafellner, 1995).

Protothelenella leucothelia (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt — Б, (П), (Д), (Л, например, виды *Cladonia*) (Mayrhofer, Poelt, 1985; Santesson et al., 2004).

P. sphinctrinoidella (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt — Б (отмершие), РО, (Л, например, *Cladonia* sp., *Peltigera leucophlebia*) (Mayrhofer, Poelt, 1985; Hafellner, Türk, 1995; Hafellner, 2000; Zhurbenko, Alstrup, 2004).

P. sphinctrinoides (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt — Б (отмершие), РО, (П), (виды *Solorina* и *Peltigera*) (Mayrhofer, Poelt, 1985; Santesson et al., 2004).

Psoroma hypnorum (Vahl) Gray — Б, РО, П, (Л) (Poelt, 1969; Santesson et al., 2004).

**Psorula rufonigra* (Tuck.) Gotth. Schneid. — Км, П (наносы на скалах), облигатный цианотроф, ассоциированный со *Spilonema paradoxum* Bornet, *S. revertens* Nyl. или колониями цианобактерий (Poelt, 1966; Poelt, Mayrhofer, 1988; Голубкова, 1981; Бязров, 1989; Santesson et al., 2004).

Racodium rupestre Pers. — Км, (Б), (Л) (Питеранс, 1975a; Santesson et al., 2004).

Rhizocarpon atroflavescens Lynge — Км, (? *Lecanora marginata* (Schaer.) Hertel et Rambold) (Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

**R. distinctum* Th. Fr. — Км, может начинать онтогенез на *Aspicilia caesiocinerea* (Malbr.) Arnold (Diederich, Sérusiaux, 2000).

**R. effiguratum* (Anzi) Th. Fr. — Км, может начинать онтогенез на *Pleopsidium flavum* (Poelt, 1990; Hafellner, Türk, 2001).

R. geographicum (L.) DC. coll. — Км, (эпилитные Л) (Poelt, 1990; Santesson et al., 2004).

**R. intermediellum* Räsänen — Км, может начинать онтогенез на различных лишайниках, таких как *Bellemerea alpina* (Sommerf.) Clauzade et Cl. Roux, *B. cinereorufescens*, *B. subsorediza* (Lynge) R. Sant., *Lecidea lapicida* var. *pantherina*, *Tremolecia atrata*, виды *Buellia*, *Polysporina*, *Rhizocarpon* (Holtan-Hartwig, Timdal, 1987; Poelt, 1990).

**R. norvegicum* Räsänen — Км, Л, такие как *Acarospora discreta* (Ach.) Arnold, *A. sinopica* (особенно часто), *Rinodina* sp., *Tremolecia atrata* (Holtan-Hartwig, Timdal, 1987; Santesson et al., 2004).

R. pusillum Runemark — *Sporastatia polyspora* (Nyl.) Grummann, *S. testudinea*, также отмечен на *Tremolecia atrata*; на поздних стадиях жизненного цикла, возможно, способен расти автономно на камне (Poelt, 1990; Rambold, Triebel, 1992).

R. superficiale (Schaer.) Vain. — Км, (*Pleopsidium flavum*) (Hertel, 1970a; Santesson et al., 2004).

**R. viridiatrum* (Wulfen) Körb. — Км, может начинать онтогенез на эпилитных лишайниках, таких как *Acarospora* spp., *Aspicilia caesiocinerea*, *A. cinerea*, *A. schafeevii* Tomin, *Lecidea fuscoatra* (L.) Ach., *Tremolecia atrata* (Rambold, Triebel, 1992; Diederich, Sérusiaux, 2000; Kudratov, Mayrhofer, 2002; Feuerer, Timdal, 2004; Santesson et al., 2004).

Rimularia furvella (Mudd) Hertel et Rambold — эпилитные Л, такие как *Aspicilia* sp., *Immersaria athroocarpa*, *Lecanora polytropa*, *Miriquidica atrofulva* (Sommerf.) A. J. Schwab et Rambold, *Protoparmelia* sp., *Rhizocarpon geographicum*, *R. jemtlan-*

dicum (Malme) Malme (Hertel, 1970b; Hansen, 1983; Rambold, Triebel, 1992; Hafellner, 2000).

R. impavida (Th. Fr.) Hertel et Rambold — Км, может заходить на соседние лишайники, особенно на желтые виды *Rhizocarpon* (Lynge, 1928).

**R. insularis* (Nyl.) Rambold et Hertel — этот вид рассматривался или как облигатно лихенофильный лишайник на эпилитных *Lecanora bicincta* Ramond, *L. rupicola* (incl. ssp. *subplanata* (Nyl.) Leuckert et Poelt (Hertel, 1970b; Santesson et al., 2004)), или как растущий на указанных видах группы *Lecanora rupicola* на начальных стадиях жизненного цикла (Triebel et al., 1991; Hawksworth, 2003), или даже как автономный эпилитный лишайник (Sérusiaux et al., 2003).

R. sphacelata (Th. Fr.) Hertel et Rambold — Б, (Л) (Santesson, 1993).

Rinodina archaea (Ach.) Arnold — Кр, Д, (*Peltigera canina*) (Berger, 2000; Santesson et al., 2004).

R. conradii Körb. — Б, РО, П, Д, кость, (*Pseudocyphellaria crocata* (L.) Vain.) (Kondratyuk, Galloway, 1995; Santesson et al., 2004).

R. efflorescens Malme — Кр, (отмершая *Parmelia* s. str. sp.) (Goward, Thor, 1992; Santesson et al., 2004).

R. lecanorina (A. Massal.) A. Massal. — Км, (*Rinodinella controversa* (A. Massal.) H. Mayrhofer et Poelt) (Mayrhofer, 1984).

R. milvina (Wahlenb.) Th. Fr. — Км, (Л) (Mayrhofer, 1984; Santesson et al., 2004).

R. olivaceobrunnea C. W. Dodge et G. E. Baker, syn. *R. servediicola* Degel — Б, РО, П, (*Lobaria scrobiculata*, *Peltigera didactyla*, *P. frippii* Holt.-Hartw., корковые напочвенные лишайники) (Santesson et al., 2004; Zhurbenko et al., 2006).

**R. parasitica* H. Mayrhofer et Poelt — (Км), начинает онтогенез на накипных эпилитных лишайниках, таких как *Acarospora fuscata*, *Aspicilia caesiocinerea*, *A.* sp., *Lecanora* sp., *Lecidea lapicida*, *Protoparmeliopsis laatokkaënsis*, *Rhizocarpon geminatum* (Rambold, Triebel, 1992; Poelt, Grube, 1993b; Урбанавичене, Урбанавичюс, 1999; Hansen, 2003; Santesson et al., 2004).

R. turfacea (Wahlenb.) Körb. var. *turfacea*, var. *ecrustacea* (Vain.) H. Olivier — П, Б, РО, (Д), (Км), (старые или разлагающиеся *Fuscopannaria praetermissa*, *Lobaria scrobiculata, Nephroma* sp., *Parmelia omphalodes* subsp. *glacialis, Peltigera aphthosa*, *P. didactyla*, *Physconia muscigena*, *Protopannaria pezizoides*, *Solorina crocea* и *Sticta arctica*) (Magnusson, 1947; Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006; Zhurbenko et al., 2006).

Schaereria fuscocinerea (Nyl.) Clauzade et Cl. Roux — Км, (*Rhizocarpon lecanorinum*) (Santesson et al., 2004; Clayden, 1997).

S. parasemella (Nyl.) Lumbsch — Б, РО, (*Biatora vernalis* (L.) Fr., стерильный накипной лишайник на древесине) (Triebel, 1989; Santesson et al., 2004; Hansen, 2006).

Scoliciosporum chlorococcum (Stenh.) Vězda — Кр, (*Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb.) (Hafellner, 2004b).

S. intrusum (Th. Fr.) Hafellner, syn. *Carbonea intrusa* (Th. Fr.) Rambold et Triebel p. p., non *Carbonea halacsyi* (J. Steiner) Hafellner et Sancho — начинает онтогенез на накипных эпилитных лишайниках, в основном на *Rhizocarpon geographicum*, *Lecidea lapicida* и *Calvitimela melaleuca* (Sommerf.) R. Sant., также на *Amygdalaria panaeola* (Ach.) Hertel & Brodo, *Aspicilia candida*, *A. cinerea*, *Calvitimela aglaea* (Sommerf.) Hafellner, *Euopsis* cf. *granatina* (Sommerf.) Nyl., *Lecidea atrobrunnea*, *Lecidella* sp., *Pertusaria lactea* (L.) Arnold, *Rhizocarpon lecanorinum*, *Rinodina* sp., *Schaereria fuscocinerea*, в дальнейшем может переходить на камень, но обычно остается в тесном контакте с отмеченными лишайниками (Rambold, Triebel, 1992; Hafellner, 2004b).

S. umbrinum (Ach.) Arnold — Км, (Кр), (Д), (*Aspicilia caesiocinerea*, *A. cinerea*, *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Lecanora rupicola*, *L. sulphurea* (Hoffm.) Ach., *Orphniospora mosigii*, *Peltigera aphthosa*, *Pertusaria lactea*, *Rinodina tephraspis* (Nyl.) Herre) (Hafellner, 2004b).

Scutula heeri (Hepp) Trevis. — отмершие *Peltigera didactyla*, *P. rufescens*; лихенизирована слабо (Rambold, Triebel, 1992; Triebel et al., 1997).

Spilonema revertens Nyl. — Км, (Кр), (Л) (Santesson et al., 2004).

Squamarina gypsacea (Sm.) Poelt — Км, П, (*Mycobilimbia lurida* (Ach.) Hafellner et Türk) (Poelt, 1958a; Hafellner, Türk, 2001; Santesson et al., 2004).

Steinia geophana (Nyl.) B. Stein — П (особенно нарушенная минеральная), Д (гниющая), Км, кость, старая кожа, отмирающие *Peltigera aphthosa*, *P. didactyla*, *P. leucophlebia*, *P. praetextata*, *P. rufescens*, *Solorina saccata*, пленка водорослей поверх отмершего слоевища *Peltigera* (Poelt, Vězda, 1990; Purvis et al., 1992; Rambold, Triebel, 1992; Alstrup, 1996; Hafellner, 2000; Zhurbenko, Laursen, 2003; Zhurbenko, 2004).

Strigula stigmatella (Ach.) R.C. Harris var. *alpestris* (Vězda) Coppins — РО, Б (отмершие), (*Solorina saccata*) (Hafellner, 2000).

Synalissa symphorea (Ach.) Nyl. — Км, (Л) (Питеранс, 1975б).

Tetramelas geophilus (Sommerf.) Norman, syn. *Buellia geophila* (Sommerf.) Lynge — Б (отмершие), (отмершие Л, например, *Physconia muscigena*) (Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

T. papillatus (Sommerf.) Kalb — Б, П, (*Cladonia pocillum*, *Fuscopannaria praetermissa*) (Hansen, 2000; Zhurbenko et al., 2006).

T. phaeophysciae A. Nordin et Tibell — *Phaeophyscia endococcina* (Körb.) Moberg, *P. sciastra* (наиболее часто), реже *Physcia caesia*, *P. dubia* (Hoffm.) Lettau, *P. tenella* (Scop.) DC.; лихенизация слабая, формирует подобие собственного слоевища внутри слоевища хозяина и может рассматриваться как эндопаразитный лихенофильный лишайник (Nordin, Tibell, 2005).

T. pulverulentus (Anzi) A. Nordin et Tibell, syn. *Buellia pulverulenta* (Anzi) Jatta, *Diplotomma pulverulentum* (Anzi) A. Crespo et D. Hawksw. — *Anaptychia* sp., *Physcia caesia*, *P. dubia*, *P. tribacia* (Ach.) Nyl., *Physconia enteroxantha* (Nyl.) Poelt, *P. muscigena* (наиболее часто), *P. perisidiosa* (Erichsen) Moberg; лихенизация слабая, формирует подобие собственного слоевища внутри слоевища хозяина и может рассматриваться как эндопаразитный лихенофильный лишайник (Hafellner, Poelt, 1980; Goward, Ahti, 1992; Purvis et al., 1992; Hafellner, 1995; Alstrup et al., 2000; Nordin, 2000; Kudratov, Mayrhofer, 2002; Diederich, 2003; Santesson et al., 2004; Журбенко, Матвеева, 2006).

Thelenella muscorum (Fr.) Vain. var. *octospora* (Nyl.) Coppins et Fryday — РО, Б (отмершие), отмершие Л, такие как *Leptogium lichenoides* (L.) Zahlbr., *Nephroma* sp. (Mayrhofer, 1987; Fryday, Coppins, 2004; Santesson et al., 2004).

**Thelocarpon epibolum* Nyl. s. l., incl. *T. epithallinum* Nyl., *T. epibolum* f. *longisporum* H. Magn. — более или менее отмершие *Arthrorhaphis citrinella*, *A. grisea*, *Baeomyces carneus*, *B. rufus*, *Placidium lachneum* (Ach.) de Lesd., *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr., *Lichenomphalia hudsoniana* (H.S. Jenn.) Redhead et al., *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norman, *Nephroma expallidum* (Nyl.) Nyl., *Normandina pulchella* (Borrer) Nyl., *Peltigera aphthosa, P. britannica, P. didactyla, P. lepidophora* (Vain.) Bitter, *P. leucophlebia, P. neckeri, P.* cf. *polydactylon, P. praetextata, P. rufescens, P. venosa* (L.) Hoffm., *Solorina crocea, S. octospora*, *S. saccata*, *Verrucaria* sp., пленки водорослей рода *Coccomyxa*, Б, (гнилая Д), (П), (плодовые тела трутового гриба *Fomes fomentarius*), (Км) (Окснер, 1977б; Miadlikowska, Alstrup, 1995; Alstrup, Cole, 1998; Alstrup, Hawksworth, 1990; Alstrup, 1991; Kocourková, 2000; Zhurbenko, Davydov, 2000; Седельникова, 2001; Zhurbenko, 2004).

T. tichomirovii Oxner — П, Б (отмершие), Л (отмершие); статус этого вида нуждается в ревизии (Окснер, 1977б).

**Toninia alutacea* (Anzi) Jatta — Км; начинает онтогенез на цианолишайниках, преимущественно из рода *Collema* (Timdal, 1991).

**T. arctica* Timdal — П; часто ассоциирован с цианолишайниками (Timdal, 1991).

**T. aromatica* (Sm.) A. Massal. — П, Км, (Кр); часто начинает онтогенез на различных накипных хлоро- и цианолишайниках, таких как виды *Lecanora* и *Placynthium* (Timdal, 1991; Rambold, Triebel, 1992).

**T. candida* (Weber) Th. Fr. — Км; начинает онтогенез на цианолишайниках, преимущественно на видах *Collema* (Timdal, 1991).

**T. cinereovirens* (Schaer.) A. Massal. — Км; обычно ассоциирован с цианолишайниками (Timdal, 1991).

**T. diffracta* (A. Massal.) Zahlbr. — Км, П; часто начинает онтогенез на цианолишайниках (Timdal, 1991).

**T. massata* (Tuck.) Herre — П (обычно в расщелинах скал); как правило в ассоциации с цианолишайниками (Timdal, 1991).

**T. opuntioides* (Vill.) Timdal — П, Б, Км; в ассоциации с цианолишайниками (Timdal, 1991; Santesson et al., 2004).

**T. physaroides* (Opiz) Zahlbr. — П, Б, (Км); начинает онтогенез на цианолишайниках (Timdal, 1991).

**T. rosulata* (Anzi) H. Olivier — П (обычно в расщелинах скал); начинает онтогенез на цианолишайниках, например на *Collema* sp. (Timdal, 1991; Hansen, 2003).

**T. sculpturata* (H. Magn.) Timdal — Км; в ассоциации с цианолишайниками (Timdal, 1991).

**T. sedifolia* (Scop.) Timdal — П, Км (часто среди бриофитов); начинает онтогенез на цианолишайниках (Timdal, 1991).

T. squalida (Ach.) A. Massal. — П (часто в расщелинах скал), Б; иногда начинает онтогенез на цианолишайниках (Timdal, 1991; Santesson et al., 2004).

**T. taurica* (Szatala) Oxner — Км, П (обычно в расщелинах скал); начинает онтогенез на цианолишайниках (Timdal, 1991).

**T. tristis* (Th. Fr.) Th. Fr. — П, Км; начинает онтогенез на цианолишайниках (Timdal, 1991).

**T. verrucarioides* (Nyl.) Timdal — цианолишайники, преимущественно *Placynthium asperellum*, *P. filiforme* (Garov.) M. Choisy, *P. nigrum*, *P. tremniacum* (A. Massal.) Jatta, растущие на камне или почве (обычно в расщелинах скал) (Timdal, 1991; Rambold, Triebel, 1992; Diederich, Sérusiaux, 2000; Santesson et al., 2004).

Verrucaria fuscella (Turner) Winch — Км, (? виды *Verrucaria* или *Bagliettoa*) (Diederich, Sérusiaux, 2000; Santesson et al., 2004).

V. fuscula Nyl. — Км, (*Aspicilia calcarea*, *A.* sp.) (Rambold, Triebel, 1992; Santesson et al., 2004).

Vězdaea aestivalis (Ohlert) Tscherm.-Woess et Poelt — П, (*Peltigera collina* (Ach.) Schrad., *P. horizontalis*, *P. neckeri*, *P. praetextata*) (Rambold, Triebel, 1992; Miadlikowska, Alstrup, 1995; Martínez, Hafellner, 1998; Hafellner, 2000; Santesson et al., 2004).

V. rheocarpa Poelt et Döbbeler — П, РО, Кр (замшелая), (отмершие печеночные мхи рода *Marchantia*), (*Peltigera canina*, *P. didactyla*, *P. praetextata*, *P. rufe-*

scens) (Purvis et al., 1992; Palice, 1999; Hafellner, 2000; Santesson et al., 2004; Zhurbenko, 2004).

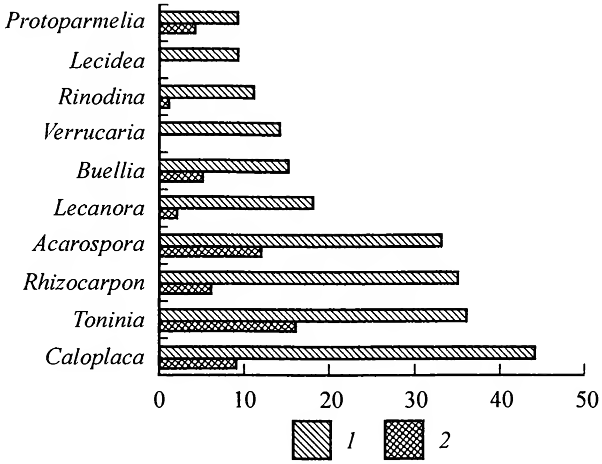
Xanthoria polycarpa (Hoffm.) Rieber — Кр, Д, (Км); может начинать онтогенез на *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Lecanora* sp., *Parmelia sulcata*, *Physcia tenella* (Ott et al., 2000; Santesson et al., 2004).

Анализ лихенофильности флоры лишайников России

К настоящему времени в России зарегистрировано 86 видов лихенофильных лишайников из 31 рода, 18 семейств, 6 порядков и 4 классов филума *Ascomycota*, которые можно уверенно отнести к лихенофильным лишайникам. Подавляющее большинство лихенофильных видов (92 %) относится к классу *Lecanoromycetes*, остальные — к классам *Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes* или *Lichinomycetes*. Помимо этого, в России известно 128 видов лишайников-оппортунистов, эпизодически отмечавшихся на других лишайниках в пределах Голарктики, которые относятся к 58 родам, 46 из которых состоят исключительно из видов-оппортунистов.

Если принять оценку богатства лихенофлоры России на уровне около 3500 видов (Урбанавичюс, 2006), то индекс лихенофильности (ИЛ), подсчитанный как «число лихенофильных видов/общее число видов лишайников» для лихенофлоры России, равен 0.025. Отметим, что у наиболее тщательно изученных географически близких лихенофлор значение ИЛ гораздо выше, например: для Фенноскандии ИЛ = 95/2387 = 0.040 (по: Santesson et al., 2004), для Австрии ИЛ = 81/2041 = 0.040 (по: Hafellner, Türk, 2001). Лихенофильные лишайники России охватывают около 28 % видового разнообразия лихенофильных лишайников мира. Шесть из 10 ведущих по числу лихенофильных видов родов лишайников — *Caloplaca*, *Toninia* (цианотрофный род), *Rhizocarpon*, *Acarospora*, *Buellia*, *Protoparmelia* — в лихенофлорах мира и России совпадают, однако уровни их видового богатства существенно различаются (см. рисунок). По сравнению с мировой флорой лихенофильных лишайников в России занижен ранг родов *Lecanora* и *Rinodina*, а лихенофильные виды *Verrucaria* и *Lecidea* пока не выявлены. Показательно, что 8 из этих 10 ведущих родов мировой лихенофлоры — крупные, насчитывающие от 100 до 400 видов, а остальные два рода насчитывают от 20 до 50 видов (Kirk et al., 2001). Для 5 родов (*Acarospóra*, *Caloplaca*, *Rhizocarpon* и особенно *Protoparmelia* и *Toninia*) ИЛ варьирует в диапазоне 0.13—0.75, т. е. существенно выше, чем у мировой лихенофлоры (ИЛ = 331/13 500 = 0.024). Поскольку большинство из не найденных в России видов лихенофильных лишайников известны из пограничных с ней регионов Голарктики, можно ожидать, что они растут и на ее территории. Ориентируясь на ИЛ наиболее полно выявленных сопоставимых лихенофлор, можно ожидать, что в России должно расти не менее 140 видов лихенофильных лишайников, т. е. их разнообразие выявлено пока примерно на 2/3.

К облигатным лихенофилам в России можно отнести всего 16 видов. Для большинства из них характерны редуцированное слоевище, часто в виде слоевищного края апотециев (как у *Caloplaca epithallina*), и слабая (как у *Lecanora gyrophorina*) или факультативная (как у *Lichenostigma rugosum*) лихенизация. Только в составе этой группы находятся эндокапильные (endokapylic) лишайники (Poelt, Vězda, 1984), постоянно полностью погруженные в слоевище «хозяина» — *Lecania triseptata*, *Tetramelas phaeophysciae* и *T. pulverulentus*. В целом эта группа наиболее близка к лихенофильным грибам.



Представленность в мире (*1*) и в России (*2*) ведущих по числу видов родов лихенофильных лишайников мира. По оси абсцисс I числа видов.

Группа факультативных лихенофилов, состоящая из 70 видов, гораздо многочисленнее предыдущей. У большинства видов лихенизация достаточно высокая, хотя есть и слабо лихенизированные виды, например *Thelocarpon epibolum*. Большинство в этой группе составляют так называемые «Jungenparasiten» (Poelt, 1990) — виды, всегда или обычно начинающие онтогенез на других лишайниках, впоследствии переходящие к автономному существованию, такие как *Acarospora heufleriana*, *Arthrorhaphis alpina*, *Buellia badia*, *Carbonea assimilis*, *Dacampia hookeri*, *Diploschistes muscorum*, *Epilichen* spp., *Miriquidica griseoatra*, *Protoparmelia* spp., *Rhizocarpon* spp., *Rinodina parasitica*. В составе этой группы мы рассматриваем и все 18 видов цианотрофов — *Caloplaca castellana*, *Halecania alpivaga*, *Psorula rufonigra*, все виды *Toninia*. Сюда же мы отнесли виды, нередко отмечавшиеся на лишайниках наряду с другими субстратами, такие как *Acarospora* spp., *Caloplaca diphyes*, *Immersaria* spp., *Lichinodium sirosiphoideum*.

Группа оппортунистов является наиболее многочисленной (128 видов) и гетерогенной. Самая многочисленная ее подгруппа — виды с просматривающимися тенденциями к некротрофности и/или использованию других лишайников как экологической ниши. Это виды, переходящие с различных органических субстратов на более или менее отмершие слоевища различных лишайников, как *Bryonora castanea*, *Protothelenella sphinctrinoides*, *Rinodina olivaceobrunnea*, *Caloplaca ammiospila*, *Caloplaca cerina*, *Caloplaca tiroliensis*, *Japewia tornoënsis*, *Lecanora hagenii*, *Lecidella euphorea*, *Lopadium coralloideum*, *Lopadium pezizoideum*, *Rinodina turfacea*, *Steinia geophana*, *Tetramelas geophilus*, *Tetramelas papillatus*, *Thelenella muscorum* и другие. Интересно было бы сравнить поведение подобных оппортунистов в Арктике, где их переходы на лишайники очень обычны (Журбенко, Матвеева, 2006; Zhurbenko et al., 2006), с таковым в других биомах. Несмотря на то, что многие виды этой подгруппы убиквисты, поселяющиеся на самых разных «хозяевах», целый ряд видов, таких как *Absconditella lignicola*, *Agonimia gelatinosa*, *Bacidia bagliettoana*, *Bacidina chloroticula*, *Mycobilimbia carneoalbida*, *Mycobilimbia hypnorum*, *Mycobilimbia tetramera*, *Myxobilimbia lobulata*, *Myxobilimbia microcarpa*, *Myxobilimbia sabuletorum*, *Placynthiella hyporhoda*, *Rinodina archaea*, *Vĕzdaea aestivalis*, *Vĕzdaea rheocarpa*, отмечался только на видах *Peltigera*, обладающих крупными листоватыми слоевищами. Последнее наблюдение противоречит обычной универсальности сапротрофов и, возможно, свидетельствует от том, что отношения с «хозяином» здесь в первую очередь эдафические, а не трофические.

Другую подгруппу образуют виды, вероятно, находящиеся в состоянии перехода между стратегиями автономного и лихенофильного образа жизни (пред- или постлихенофилы): 1) виды, эпизодически начинающие жизненный цикл на других лишайниках, такие как *Lecanora baicalensis*, *Xanthoria polycarpa*; 2) эпизодические цианотрофы, например *Candelariella aurella*, *Lecanora frustulosa*. В этой связи интересно было бы проверить гипотезу о том, что их лихенофильность реализуется преимущественно в экстремальных условиях среды обитания. И, наконец, ряд провизорно включенных видов, таких как *Fulgensia schistidii*, *Lecanora sulphurea*, *Lecidea lapicida*, *Leciophysma finmarkicum*, *Lepraria neglecta*, *Ochrolechia frigida*, *Pertusaria geminipara*, *Psoroma hypnorum*, *Rimularia impavida*, возможно, не имеют лихенофильных потенций, а иногда нарастают поверх или прорастают внутрь соседних лишайников.

86 видов / 31 род лихенофильных лишайников России ассоциированы со 156 видами / 66 родами «лишайников-хозяев», т. е. сооотношение видов и родов «квартирантов» и «хозяев» равно примерно 1 : 2. Наиболее часто заселяемые виды «хозяев» — *Rhizocarpon geographicum* (на нем отмечено 9 видов лихенофильных лишайников), *Baeomyces rufus* (7), *Tremolecia atrata* (6), а роды — *Rhizocarpon* (20), *Aspicilia* (17), *Lecanora* (14), *Lecidea* (13), *Acarospora* (7), *Baeomyces* (7), *Tremolecia* (6), *Diploschistes* (5). Если учитывать виды-оппортунисты, то в число наиболее «гостеприимных» родов попадают *Peltigera*, *Parmelia* и *Solorina*, т. е. листоватые макролишайники. Особенно характерна ситуация с родом *Peltigera*, на котором растет всего 2 вида лихенофилов, но 34 вида оппортунистов. У 4 видов лихенофильных лишайников — *Buellia concinna*, *Cladonia luteoalba*, *Miriquidica intrudens* и *Rhizocarpon intermediellum* — наблюдается адельфопаразитизм на уровне рода.

Вирулентность биотрофных лихенофильных лишайников сильно варьирует. Одни виды (*Caloplaca epithallina* и *Lecanora gyrophorina*) являются парасимбионтами, не вызывающими в «хозяине» видимых изменений, другие — (*Polysporina lapponica*) — вызывают локальные обесцвечивания и некрозы слоевища «хозяина», вплоть до полного его разрушения. Некоторые виды (*Dacampia hookeri*), не разрушая «хозяина», приводят к полному его перерождению в собственное слоевище.

Около 30 % (30 из 86 видов) лихенофильных лишайников приурочены к одному роду «хозяев». Если рассматривать только облигатных лихенофилов, то у них такая специализация выше — 50 % (8 из 16 видов). Интересно, что в числе убиквистов находятся не только сапротрофы, такие как *Thelocarpon epibolum*, и сильные патогены, как *Polysporina lapponica*, но и некоторые «Jungenparasiten» (*Buellia badia*) и даже облигатные лихенофилы — *Scoliciosporum intrusum* и особенно *Caloplaca epithallina*, которая растет на 16 родах «хозяев» из разных классов аскомицетов.

Большинство (60 %) лихенофильных видов связано с «хозяевами», растущими на камне, 18 % — на почве, бриофитах и/или растительных остатках и всего лишь 4 % — на коре и/или древесине; у 18 % видов «хозяева» растут на нескольких из перечисленных типов субстрата. Несмотря на то что лишайники на коре и/или древесине являются одной из основных субстратных групп в лихенофлоре России, лихенофильных лишайников на них непропорционально мало. Это наблюдение отмечалось и другими авторами (Poelt, 1974). Объяснение может быть в предположениях, что: 1) стратегия лихенофильности наиболее оправдывает себя при освоении экстремальных экотопов; 2) камень как субстрат в большей мере коррелирует с экстремальными экотопами, чем кора и древесина.

Заключение

В России известно 86 видов из 31 рода лишайников, являющихся облигатными (16 видов) или факультативными (70 видов) лихенофилами, что составляет около 28 % видового разнообразия лихенофильных лишайников мира. Индекс лихенофильности флоры лишайников России равен 0.025. Лихенофильные виды представлены в 4 из 10 классов филума *Ascomycota*, причем 92 % видов относятся к классу *Lecanoromycetes*. Ведущими по числу лихенофильных видов являются роды *Toninia* (16 видов), *Acarospora* (12), *Caloplaca* (9), *Rhizocarpon* (6) и *Buellia* (5). Если у лихенофилов наибольшее число видов поселяется на накипных микролишайниках из родов *Rhizocarpon*, *Aspicilia*, *Lecanora*, *Lecidea* и *Acarospora*, то у оппортунистов — на листоватых лишайниках рода *Peltigera*. Вирулентность биотрофных лихенофильных лишайников варьирует от парасимбионтов до сильных патогенов. Специализация к одному роду «хозяев» наблюдается примерно у 30 % видов лихенофильных лишайников, убиквисты есть даже среди облигатных лихенофилов. Большинство (60 %) лихенофильных видов связаны с «хозяевами»-эпилитами и лишь 4 % — с эпифитами. Помимо собственно лихенофилов, в России известно 128 видов-оппортунистов из 58 родов, растущих на других лишайниках лишь эпизодически. Следующие положения выдвигаются в качестве рабочих гипотез: 1) видовое разнообразие лихенофильных лишайников выявлено в России не более чем на 2/3, особенно много лихенофильных видов недовыявлено в таких родах, как *Caloplaca*, *Rhizocarpon* и *Verrucaria*; 2) роль лихенофильности повышается при освоении экстремальных экотопов и маргинальных биомов.

Благодарности

Выражаю благодарность Г. П. Урбанавичюсу и И. В. Змитровичу за помощь при работе над статьей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. Сем. *Lecanoraceae* // Определитель лишайников России. Вып. 8. Бацидиевые, Катиляриевые, Леканоровые, Мегалариевые, Микобилимбиевые, Ризокарповые, Трапелиевые. СПб., 2003. С. 111—184.

Бязров Л. Г. Лишайники // *Бязров Л. Г., Ганболд Э., Губанов И. А., Улзийхутаг Н.* Флора Хангая. Л., 1989. С. 17—73.

Голубкова Н. С. Сем. *Acarosporaceae* // Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Кладониевые— Акароспоровые. Л., 1978. С. 137—292.

Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с.

Голубкова Н. С. Лишайники семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. в СССР. Л., 1988. 134 с.

Голубкова Н. С. *Bacidina* // Определитель лишайников России. Вып. 8. Бацидиевые, Катиляриевые, Леканоровые, Мегалариевые, Микобилимбиевые, Ризокарповые, Трапелиевые. СПб., 2003. С. 40—46.

Журбенко М. П. Лишайники и лихенофильные грибы Путоранского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 89. 55 с.

Журбенко М. П., Матвеева Н. В. Напочвенные лишайники острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1457—1484.

Кондратюк С. Я., Ходосовцев А. Е., Окснер А. Н. *Caloplaca* // Определитель лишайников России. Вып. 9. Фусцидеевые, Телосхистовые. СПб., 2004. С. 38—235.

Магнуссон А. Г. [*Magnusson A. H.*] Новые виды лишайников севера С. С. С. Р. [New species of lichens in the North of U.S.S.R.] // Изв. Главн. Бот. Сада [Izvestiya Glavnogo Botanicheskogo Sada (Leningrad)]. 1927. Т. 26. Вып. 4. С. 359—370. (in Russ.)

Макаревич М. Ф. Candelariella // Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л., 1971а. С. 274—281.

Макаревич М. Ф. Ochrolechia // Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л., 1971б. С. 242—255.

Макаревич М. Ф. Pertusaria // Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л., 1971в. С. 7—68.

Макаревич М. Ф. Porina // Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Веррукариевые—Пилокарповые. Л., 1977. С. 174—186.

Окснер А. Н. Сем. *Normandinaceae* // Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Веррукариевые—Пилокарповые. Л., 1977а. С. 147—151.

Окснер А. Н. Thelocarpon // Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Веррукариевые—Пилокарповые. Л., 1977б. С. 106—111.

Определитель лишайников России. Вып. 6. Алекториевые, Пармелиевые, Стереокаулоновые. СПб., 1996. 203 с.; Вып. 7. Лецидеевые, Микареевые, Порпидиевые. СПб., 1998. 166 с.; Вып. 8. Бацидиевые, Катиляриевые, Леканоровые, Мегаляриевые, Микобилимбиевые, Ризокарповые, Трапелиевые. СПб., 2003. 277 с.; Вып. 9. Фусцидиевые, Телосхистовые. СПб., 2004. 339 с.

Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л., 1971. 412 с.; Вып. 3. Калициевые — Гиалектовые. Л., 1975. 275 с.; Вып. 4. Веррукариевые—Пилокарповые. Л., 1977. 344 с.; Вып. 5. Кладониевые—Акароспоровые. Л., 1978. 305 с.

Питеранс А. В. Racodium // Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Калициевые—Гиалектовые. Л., 1975а. С. 55—56.

Питеранс А. В. Synalissa // Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Калициевые—Гиалектовые. Л., 1975б. С. 73—74.

Рудаков О. Л. Микофильные грибы, их биология и практическое значение. М., 1981. 160 с.

Савич В. П., Еленкин А. А. Введение к флоре лишайников Азиатской части СССР // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. II. 1950. Вып. 6. С. 181—343.

Седельникова Н. В. Лишайники Салаира // Флора Салаирского кряжа (ред. Н. Н. Лащинский). Новосибирск, 1993. С. 33—78.

Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 190 с.

Терехин Э. С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л., 1977. 228 с.

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. К флоре лишайников хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости систематики низших растений. 1999. Т. 33. С. 161—171.

Урбанавичюс Г. П. Исследования разнообразия лишайников России (успехи, достижения, тенденции и надежды) // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. Тр. Межд. совещ., посвящен. 120-летию со дня рождения В. П. Савича. СПб., 2006. С. 264—271.

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Лишайники // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004. С. 5—235.

Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Ове-Ларссон Б., Журбенко М. П. Лишайники и лихенофильные грибы Печоро-Илычского заповедника // Флора и фауна заповедников. Вып. 109. М., 2006. 79 с.

Alstrup V. Lichens and lichenicolous fungi from the Tornetrask area // Graphis Scripta. 1991. Vol. 3. N 2. P. 54—67.

Alstrup V. Nectria tatrensis sp. nov. and other lichenicolous fungi found on the bryo-lichenological excursion in Slovakia 1993 // Biológia [Bratislava]. 1996. Vol. 51. N 1. P. 13—14.

Alstrup V. New records in distribution of lichens and lichenicolous fungi // Graphis Scripta. 2004. Vol. 16. N 2. P. 46—57.

Alstrup V., Cole M. S. Lichenicolous fungi of British Columbia // The Bryologist. 1998. Vol. 101. N 2. P. 221—229.

Alstrup V., Hawksworth D. L. The lichenicolous fungi of Greenland // Meddr. Grønland, Bioscience. 1990. Vol. 31. P. 1—90.

Alstrup V., Olech M. Lichenicolous fungi from the Polish Tatra Mountains // Fragm. Flor. Geobot. 1996. Ann. 41. Part 2. P. 747—752.

Alstrup V., Svane S. Interesting lichens and lichenicolous fungi from northeast Jutland, Denmark // Graphis Scripta. 1998. Vol. 9. P. 23—25.

Alstrup V., Hansen E. S., Daniels F. J. A. Lichenized, lichenicolous and other fungi from North and North-East Greenland // Folia Cryptog. Estonica. 2000. Fasc. 37. P. 1—20.

Alstrup V., Zavarzin A.A., Kocourcova J. et al. Lichens and lichenicolous fungi found in Northern Ladoga area (Republic of Karelia) during the international fieldtrip in August 2004, prior to the fifth congress of International Lichenological Association // Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN [Petrozavodsk]. 2005. Issue 5. P. 3—15.

Arvidsson L. Lichinodium sirosiphoideum found with apothecia // The Lichenologist. 1979. Vol. 11. N 2. P. 187—190.

Berger F. Beitrag zur Kenntnis der Flechten und lichenicolen Pilze Islands // Acta Bot. Isl. 2000. N 13. P. 69—82.

Boqueras M. Líquens Epífits i Fongs Liquenícoles del Sud de Catalunya: Flora i Comunitats [The Epiphytic Lichens and Lichenicolous Fungi of South Catalonia: Flora and Communities]. Barcelona: Institut d'Estudis Catalans, 2000. 556 p.

Bungartz F., Nash III T. H. Buellia turgescens is synonymous with *Buellia badia* and must not be included in *Amandinea* // The Bryologist. 2004. Vol. 107. N 1. P. 21—27.

Calatayud V., Barreno E. Contribution to the lichen floristics of eastern Spain — I. Silicicolous lichens and their lichenicolous fungi of Serra d'Espadà (Castelló) // Cryptogamie, Bryol. Lichénol. 1994. Vol. 15. N 1. P. 23—41.

Calatayud V., Atienza V., Barreno E. Lichenicolous fungi from the Iberian Peninsula and the Canary Islandsc // Mycotaxon. 1995. Vol. 55. P. 363—382.

Clayden S. R. Intraspecific interactions and parasitism in an association of *Rhizocarpon lecanorinum* and *R. geographicum* // The Lichenologist. 1997. Vol. 29. N 6. P. 533—545.

Coppins B. J. New, rare and interesting British lichen records // Brit. Lich. Soc. Bull. 1994. N 74. P. 54—66.

Coppins B. J. New, rare and interesting British lichen and lichenicolous fungus records // Brit. Lich. Soc. Bull. 2000. N 86. P. 76—86.

Culberson W. L., Egan R. S., Esslinger T. L. 2006. Recent literature on lichens. [Presented on the Web by E. Timdal. First posted 1997.04.14, latest update 2006.11.07.] [Electronic resource] / Mode of access: http://www.nhm.uio.no/botanisk/bot-mus/lav/sok_rll.htm.

Diederich P. Lichenicolous fungi from the Grand Duchy of Luxembourg and surrounding areas // Lejeunia. 1986. N 119. P. 1—26.

Diederich, P. New species and new records of American lichenicolous fungi // Herzogia. 2003. Vol. 16. P. 41—90.

Diederich P., Sérusiaux E. The Lichens and Lichenicolous Fungi of Belgium and Luxembourg. An Annotated Checklist. Luxembourg: Musée National d'Histoire Naturelle, 2000. 207 p.

Eriksson O. E. (ed.) Outline of Ascomycota — 2006 [Electronic resource] // Myconet. 2006. Vol. 12. P. 1—82. Mode of access: http://www.fieldmuseum.org/myconet/outline.asp.

Etayo J. Aportación a la flora liquénica de las Islas Canarias. VI. Hongos liquenícolas de La Palma // Bull. Soc. linn. Provence. 2000. Vol. 51. P. 152—162.

Etayo J., Breuss O. Líquenes y hongos liquenícolas de los Pirineos occidentales y norte de la Península Ibérica, IV // Cryptogamie, Bryol. Lichénol. 1996. Vol. 17. N 3. P. 213—230.

Feuerer T., Timdal E. Rhizocarpon // In: Nash III T. H., Ryan B. D., Diederich P., Gries C., Bungartz F. (eds): Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 2. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, Arizona, 2004. P. 456—466.

Foucard T., Nordin A. Buellia arborea, an overlooked sorediate lichen on wood in Sweden // Graphis Scripta. 1999. Vol. 10. P. 53—58.

Friedl T. Aspects of thallus development in the parasitic lichen *Diploschistes muscorum* // Bibl. Lichenol. 1987. Vol. 25. P. 95—97.

Fryday A. M., Coppins B. J. A reassessment of the genera *Chromatochlamys* and *Thelenella*, and a new species of *Strigula* from the British Isles // The Lichenologist. 2004. Vol. 36. N 2. P. 89—95.

Goff L. J., Moon D. A., Nyvall P. et al. The evolution of parasitism in the red algae: Molecular comparisons of adelphoparasites and their hosts // J. Phycol. 1996. Vol. 32. P. 297—312.

Goward T., Ahti T. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada // Acta Bot. Fennica. 1992. Vol. 147. P. 1—60.

Goward T., Thor G. Notes on the lichens and allied fungi of British Columbia. I // The Bryologist. 1992. Vol. 95. N 1. P. 33—37.

Hafellner J. Über Funde lichenicoler Pilze und Flechten auf Korsika (Frankreich) // Bull. Soc. linn. Provence. 1994. Vol. 44. P. 219—234.

Hafellner J. Bemerkenswerte Funde von Flechten und lichenicolen Pilzen auf makaronesischen Inseln III. Einige bisher auf den Kanarischen Inseln übersehene lecanorale Arten // Linzer biol. Beitr. 1995. Vol. 27. N 2. P. 489—505.

Hafellner J. Bemerkenswerte Funde von Flechten und lichenicolen Pilzen auf makaronesischen Inseln V. Über einige Neufunde und zwei neue Arten // Herzogia. 1996. Vol. 12. P. 133—145.

Hafellner J. Zur Biodiversität lichenisierter und lichenicoler Pilze in den Eisenerzer Alpen (Steiermark) // Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark. 2000. Vol. 130. P. 71—106.

Hafellner J. A further evolutionary lineage to lichenicolous growth in *Physciaceae* (*Lecanorales*) // Bibl. Lichenol. 2004a. Vol. 88. P. 175—186.

Hafellner J. Notes on *Scoliciosporum intrusum* // Fritschiana. 2004b. Vol. 49. P. 29—41.

Hafellner J., Poelt J. Der «Flechtenparasit» *Buellia pulverulenta* — eine bleibend interne parasitische Flechte // Phyton [Austria]. 1980. Vol. 20. P. 129—133.

Hafellner J., Türk R. Über Funde lichenicoler Pilze und Flechten im Nationalpark Hohe Tauern (Kärntner Anteil, Österreich) // Carinthia II. 1995. Issue 185/105. P. 599—635.

Hafellner J., Türk R. Die lichenisierten Pilze Österreichs — eine Checkliste der bisher nachgewiesenen Arten mit Verbreitungsangaben // Stapfia. 2001. Vol. 76. P. 3—167.

Hafellner J., Wieser B. Beitrag zur Diversitat von Flechten und lichenicolen Pilzen im oststeirischen Hugelland unter besonderer Berucksichtigung der Gebiete mit anstehenden Vulkaniten (Steiermark, Österreich) // Fritschiana. 2000. Vol. 23. P. 1—26.

Hafellner J., Obermayer S., Obermayer W. Zur Diversität der Flechten und lichenicolen Pilze im Hochschwab-Massiv (Nordalpen, Steiermark) // Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark. 2005. Bd 134. S. 57—103.

Hansen E. S. Additions to the lichen flora of Greenalnd // Mycotaxon. 1983. Vol. 18. P. 483—494.

Hansen E. S. Lichens collected at Cape Belknap near Alert, northeastern Ellesmere Island // Evansia. 2000. Vol. 17. N 1. P. 15—17.

Hansen E. S. Lichens from Ammassalik Ø, Southeast Greenland // Folia Cryptog. Estonica. 2002. Fasc. 39. P. 3—12.

Hansen E. S. New or interesting Greenland lichens and lichenicolous fungi V // Mycotaxon. 2003. Vol. 86. P. 149—155.

Hansen E. S. New or interesting Greenland lichens. X // Cryptogamie, Mycol. 2006. Vol. 27. N 3. P. 271—277.

Hansen E. S., Poelt J., Søchting U. Die Flechtengattung *Caloplaca* in Grönland // Meddr. Grønland, Bioscience. 1987. Vol. 25. P. 1—52.

Hawksworth D. L. The lichenicolous fungi of Great Britain and Ireland: an overview and annotated checklist // The Lichenologist. 2003. Vol. 35. N 3. P. 191—232.

Hawksworth D. L., Miadlikowska J. New species of lichenicolous fungi occurring on *Peltigera* in Ecuador and Europe // Mycol. Res. 1997. Vol. 101. P. 1127—1134.

Henssen A. Studies on the biology and structure of *Dacampia* (*Dothideales*), a genus with lichenized and lichenicolous species // Crypt. Bot. 1995. Vol. 5. N 2. P. 149—158.

Hertel H. Beitrage zur Kenntnis der Flechtenfamilie *Lecideaceae*. III // Herzogia. 1970a. Vol. 2. P. 37—62.

Hertel H. Parasitische lichenisierte Arten der Sammelgattung *Lecidea* in Europa // Herzogia. 1970b. Vol. 1. P. 405—438.

Holtan-Hartwig J., Timdal E. Notes on some parasitic *Rhizocarpon* species // The Lichenologist. 1987. Vol. 19. P. 335—338.

Holtan-Hartwig J. A revision of the lichens *Bryonora castanea* and *B. curvescens* // Mycotaxon. 1991. Vol. 40. P. 295—305.

Ihlen P. G. The lichenicolous fungi on species of the genera *Baeomyces*, *Dibaeis*, and *Icmadophila* in Norway // The Lichenologist. 1998. Vol. 30. N 1. P. 27—57.

Kirk P. M., Cannon P. F., David J. C., Stalpers J. A. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. 9th ed. CAB International, 2001. 655 p.

Knudsen K. *Polysporina lapponica* in Southern California // Opuscula Philolichenum (Philadelphia). 2005. Vol. 2. P. 17—20.

Kocourková J. Lichenicolous fungi of the Czech Republic. (The first commented checklist) // Acta Mus. Nat. Pragae, Ser. B., Hist. Nat. 2000 [1999]. Issue 55. Nos. 3—4. P. 59—169.

Kondratyuk S. Y., Galloway D. J. Lichenicolous fungi and chemical patterns in *Pseudocyphellaria* // Bibl. Lichenol. 1995. Vol. 57. P. 327—345.

Kristinsson H., Hansen E. S., Zhurbenko M. Panarctic Lichen Checklist [Electronic resource] // CAFF-Flora Group, 22.11.2006. Mode of access: http://archive.arcticportal.org/276/01/Panarctic_lichen_checklist.pdf.

Kudratov I., Mayrhofer H. Catalogue of the lichenized and lichenicolous fungi of Tajikistan // Herzogia. 2002. Vol. 15. P. 91—128.

Lawrey J. D., Diederich P. Lichenicolous fungi: interactions, evolution, and biodiversity // The Bryologist. 2003. Vol. 106. N 1. P. 81—120.

LIAS. A Global Information System for Lichenized and Non-Lichenized Ascomycetes. A Multi-authored, Distributed Internet Project Containing Information about Phylogeny and Biodiversity. [Electronic resource] / Botanische Staatssammlung München, 1996—2007. Mode of access: http://www.lias.net/

Lynge B. Lichens from Novaya Zemlya (exclusive of *Acarospora* and *Lecanora*) // Rep. Sci. Res. Norw. Exp. Novaya Zemlya 1921 [Oslo]. 1928. N 43. P. 1—299.

Magnusson A. H. A monograph of the genus *Acarospora* // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. 1929. Vol. 7. N 4. P. 1—400.

Magnusson A. H. Lichens from Central Asia. Part 1 // Reports from the scientific expedition to the north-western provinces of China under the leadership of Dr. Sven Hedin [Stockholm]. Publication 13. XI. Botany. 1940. P. 1—168.

Magnusson A. H. Lichens from Central Asia. Part 2 // Reports from the scientific expedition to the north-western provinces of China under the leadership of Dr. Sven Hedin [Stockholm]. Publication 22. XI. Botany. 1944. P. 1—68.

Magnusson A. H. Studies in non-saxicolous species of *Rinodina* mainly from Europe and Siberia // Meddel. Göteborgs Bot. Trädgard. 1947. Vol. 17. P. 191—338.

Martínez I., Hafellner J. Lichens and lichenicolous fungi on *Peltigerales* in the Iberian Peninsula and the Canary Islands // Mycotaxon. 1998. Vol. 69. P. 271—310.

Mayrhofer H. Die saxicolen Arten der Flechtengattungen *Rinodina* und *Rinodinella* in der Alten Welt // Journ. Hattori Bot. Lab. 1984. N 55. P. 327—493.

Mayrhofer H. Monographie der Flechtengattung *Thelenella* // Bibl. Lichenol. 1987. Vol. 26. 106 p.

Mayrhofer H., Poelt J. Die Flechtengattung *Microglaena* sensu Zahlbruckner in Europa // Herzogia. 1985. Vol. 7. P. 13—79.

Miadlikowska J., Alstrup V. Some peltigericolous fungi and lichens mainly from Poland // Graphis Scripta. 1995. Vol. 7. N 1. P. 7—10.

Nash III T. H, Ryan B. D., Diederich P., Gries C., Bungartz F. (eds). Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 2. Tempe: Lichens unlimited, Arizona State University, 2004. 742 p.

Nimis P. L. The Lichens of Italy. Torino, Museo Regionale di Scienze Naturali, 1993. 897 p.

Nordin A. *Buellia* species (*Physciaceae*) with pluriseptate spores in Norden // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. 1996. Vol. 31. Part 3. P. 327—354.

Nordin A. Taxonomy and phylogeny of *Buellia* species with pluriseptate spores (*Lecanorales*, *Ascomycotina*) // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. 2000. Vol. 33. Part 1. P. 1—117.

Nordin A., Tibell L. Additional species in *Tetramelas* // The Lichenologist. 2005. Vol. 37. N 6. P. 491—498.

Obermayer W. Die Flechten der Seetaler Alpen (Steiermark, Österreich) // Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark. 1993. Bd 123. S. 91—166.

Obermayer W. Die Flechtengattung *Arthrorhaphis* (*Arthrorhaphidaceae*, *Ascomycotina*) in Europa und Grönland // Nova Hedwigia. 1994. Vol. 58. Nos. 3—4. P. 275—333.

Obermayer W. The genus *Arthrorhaphis* in the Himalayas, the Karakorum and the subalpine and alpine regions of south-eastern Tibet // J. Hattori Bot. Lab. 1996. N 80. P. 331—342.

Obermayer W., Poelt J. *Lecanora leptacinella*, *Lecidea polytrichina*, und *Lecidea polytrichinella* spec. nova, drei an acidophile Moose gebundene Flechten von arktisch(-alpin)er Verbreitung // Acta Bot. Fennica. 1994. Vol. 150. P. 131—142.

Ott S., Schröder T., Jahns H. M. Colonization strategies and interactions of lichens on twigs // Bibl. Lichenol. 2000. Vol. 75. P. 445—455.

Øvstedal D. O., Lewis Smith R. I. Lichens of Antarctica and South Georgia. Cambridge, 2001. 411 p.

Owe-Larsson B., Rambold G. The sorediate species of the lichen genus *Miriquidica* (*Lecanorales*, *Lecanoraceae*) // Bibl. Lichenol. 2001. Vol. 78. P. 335—364.

Palice Z. New and noteworthy records of lichens in the Czech Republic // Preslia [Praha]. 1999. Vol. 71. P. 289—336.

Poelt J. Die lobaten Arten der Flechtengattung *Lecanora* Ach. sensu ampl. in der Holarktis // Mitt. Bot. München. 1958a. Vol. 2. Nos. 19—20. P. 411—573.

Poelt J. Über parasitische Flechten. II // Planta. 1958b. Vol. 51. P. 288—307.

Poelt J. Über die Flechte *Lecidea rufonigra*, ihre Biologie und ein Vorkommen in Milleleuropa // Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 1966. Vol. 79. P. 259—264.

Poelt J. Bestimmungsschlussel Europaischer Flechten. Lehre, 1969. 757 p.

Poelt J. Die parasitische Flechte *Lecidea insidiosa* und ihre Biologie // Plant Syst. Evol. 1974. Vol. 123. P. 25—34.

Poelt J. *Caloplaca epithallina*. Porträt einer parasitischen Flechte // Bot. Jahrb. Syst. [Stuttgart]. 1985. Vol. 107. Nos. 1—4. P. 457—468.

Poelt J. Parasitische Arten der Flechtengattung *Rhizocarpon*: eine weitere Übersicht // Mitt. Bot. München. 1990. Vol. 29. P. 515—538.

Poelt J., Doppelbauer H. Über parasitische Flechten // Planta. 1956. Vol. 46. P. 467—480.

Poelt J., Grube M. Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya. V. — Die Gattung *Protoparmelia* Choisy // Nova Hedwigia. 1992. Vol. 55. Nos. 3—4. P. 381—395.

Poelt J., Grube M. Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya. VI. Die Gattung *Tephromela* (mit Bemerkungen zum Genus *Heppsora*) // Nova Hedwigia. 1993a. Vol. 57. Nos. 1—2. P. 1—17.

Poelt J., Grube M. Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya VIII — *Lecanora* subgen. *Placodium* // Nova Hedwigia. 1993b. Vol. 57. Nos. 3—4. P. 305—352.

Poelt J., Hinteregger E. Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya. VII. Die Gattungen *Caloplaca*, *Fulgensia* und *Ioplaca* (mit englischem Bestimmungsschlüssel) // Bibl. Lichenol. 1993. Vol. 50. 247 p.

Poelt J., Leuckert C. Der Formenkreis von *Protoparmelia atriseda* (*Lichenes*, *Lecanoraceae*) in Europa // Nova Hedwigia. 1991. Vol. 52. Nos. 1—2. P. 39—64.

Poelt J., Mayrhofer H. Über Cyanotrophie bei Flechten // Pl. Syst. Evol. 1988. Vol. 158. Nos. 2—4. P. 265—281.

Poelt J., Steiner M. Über einige parasitische gelbe Arten der Flechtengattung *Acarospora* (*Lecanorales*, *Acarosporaceae*) // Ann. Naturhist. Mus. Wein. 1971. Vol. 75. P. 163—172.

Poelt J., Vězda A. Bestimmungsschüssel europäischer Flechten. Ergänzungsheft I // Bibl. Lichenol. 1977. Vol. 9. 258 p.

Poelt J., Vězda A. Rhizocarpon inimicum spec. nov. eine weitere parasitische Flechte auf *Lecanora rupicola* spec. coll. // Herzogia. 1984. Vol. 6. P. 469—475.

Poelt J., Vězda A. Über kurzlebige Flechten — (On shortliving lichens) // Bibl. Lichenol. 1990. Vol. 38. P. 377—394.

Poelt J., Leuckert C., Roux C. Die Arten der *Lecanora dispersa*-Gruppe (*Lichenes*, *Lecanoraceae*) auf kalkreichen Gesteinen im Bereich der Ostalpen — Eine Vorstudie // Bibl. Lichenol. 1995. Vol. 58. P. 289—333.

Poelt J., Zhurbenko M. P., Matzer M. Lecanora gyrophorina sp. nov., eine bemerkenswerte, auf *Umbilicaria hyperborea* parasitierende Flechte aus Sibirien // Herzogia. 1996. Vol. 12. P. 1—6.

Prinzing A., Wirtz H.-P. The epiphytic lichen, *Evernia prunastri* L., as a habitat for arthropods: shelter from desiccation, food-limitation and indirect mutualism // Stork N. E. et al. (eds). London, 1997. P. 477—494.

Printzen C., Tønsberg T. The lichen genus *Biatora* in northwestern North America // The Bryologist. 1999. Vol. 102. N 4. P. 692—713.

Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M. (eds) The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. London: Natural History Museum Publications & British Lichen Society, 1992. 710 p.

Rambold G., Triebel D. The Inter-lecanoralean Associations // Bibl. Lichenol. 1992. Vol. 48. 201 p.

Rosso A. L., McCune B., Tønsberg T., Printzen C. Lichens of an old-growth forest in a little explored area of western Oregon, U.S.A. // Evansia. 1999. Vol. 16. N 3. P. 137—142.

Ryan B. D., Nash III T. H. Lecanora sect. *Placodium* (*Lichenized Ascomycotina*) in North America // Crypt. Bot. 1993. Vol. 3. P. 264—269.

Santesson R. The Lichens and Lichenicolous Fungi of Sweden and Norway. Lund: SBT-förlaget, 1993. 240 p.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Museum of Evolution, Uppsala University, 2004. 359 p.

Scheidegger C. Buellia uberior und *B. miriquidica* (Physciaceae, Lecanorales), zwei lichenicole Krustenflechten auf *Schaereria tenebrosa* // Bot. Helvetica. 1987. Vol. 97. N 1. P. 99—116.

Scheidegger C. A revision of European saxicolous species of the genus *Buellia* de Not. and formerly included genera // The Lichenologist. 1993. Vol. 25. N 4. P. 315—364.

Schuster G., Ott S., Jahns H. M. Artificial cultures of lichens in the natural environment // The Lichenologist. 1985. Vol. 17. P. 247—253.

Sérusiaux E., Diederich P., Ertz D., van den Boom P. New or interesting lichens and lichenicolous fungi from Belgium, Luxembourg and northern France. IX // Lejeunia. 2003. N 173. P. 1—48.

Suija A. Lichenicolous fungi and lichens in Estonia I. *Ascomycota* // Nova Hedwigia. 2005. Vol. 80. Nos. 1—2. P. 247—267.

Suppan U., Prügger J., Mayrhofer H. Catalogue of the lichenized and lichenicolous fungi of Slovenia // Bibl. Lichenol. 2000. Vol. 76. 215 p.

Thomson J. W. American Arctic Lichens. 2. The Microlichens. Madison: The University of Wisconsin Press, 1997. 675 p.

Thor G. A new species of *Lichenostigma*, a lichenicolous ascomycete // The Lichenologist. 1985. Vol. 17. P. 269—272.

Tibell L. Calicioid lichens and fungi // Ahti T., Jørgensen P. M., Kristinsson H., Moberg R., Søchting U., Thor G. (eds). Nordic Lichen Flora. Vol. 1. Introductory Parts. Calicioid Lichens and Fungi. Nordic Lichen Society, Uddevalla, 1999. P. 20—94.

Timdal E. A monograph of the genus *Toninia* (*Lecideaceae*, *Ascomycetes*) // Opera Bot. 1991. N 110. P. 1—137.

Tretiach M., Hafellner J. A new species of *Catillaria* from coastal Mediterranean regions // The Lichenologist. 1998. Vol. 30. N 3. P. 221—229.

Triebel D. Lecideicole Ascomyceten. Eine Revision der obligat lichenicolen Ascomyceten auf lecideoiden Flechten // Bibl. Lichenol. 1989. Vol. 35. 278 p.

Triebel D., Rambold G., Nash III T. H. On lichenicolous fungi from continental North America // Mycotaxon. 1991. Vol. 42. P. 263—296.

Triebel D., Wedin M., Rambold G. The genus *Scutula* (lichenicolous ascomycetes, *Lecanorales*): species on the *Peltigera canina* and *P. horizontalis* groups // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. 1997. Vol. 32. Part 1. P. 323—337.

van den Boom P. P. G., Khodosovtsev A. Notes on *Lecania* in eastern Europe and central Asia // Graphis Scripta. 2004. Vol. 16. N 1. P. 1—10.

Zehetleitner G. Uber einige parasitische Arten der Flechtengattung *Verrucaria* // Nova Hedwigia. 1978. Vol. 29. P. 683—734.

Zhurbenko M. P. Lichens and lichenicolous fungi from the north of Pyasino lake, Taimyr peninsula, Siberia // Folia Cryptog. Estonica. 1998. Fasc. 32. P. 153—159.

Zhurbenko M. P. Lichenicolous fungi from the Polar Ural // Микология и фитипатология [Mikologiya i fitopatologiya]. 2002. Vol. 36. Issue 6. P. 9—14.

Zhurbenko M. P. Lichenicolous and some interesting lichenized fungi from the Northern Ural, Komi Republic of Russia // Herzogia. 2004. Vol. 17. P. 77—86.

Zhurbenko M. P., Alstrup V. Lichenicolous fungi on *Cladonia* mainly from the Arctic // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. 2004. Vol. 34. Part 1. P. 477—499.

Zhurbenko M. P., Davydov E. A. Lichenicolous fungi and some lichens from the Russian Altai, southern Siberia // Folia Cryptog. Estonica. 2000. Fasc. 37. P. 109—118.

Zhurbenko M., Laursen G. Lichenicolous fungi from Central Alaska: new records and range extensions // The Bryologist. 2003. Vol. 106. N 3. P. 460—464.

Zhurbenko M. P., Matveeva N. V., Vonlanthen C. et al. Lichens from Ellef Ringnes Island, Canadian Arctic Archipelago // Evansia. 2006. Vol. 23. N 3. P. 69—78.

Zopf W. Übersicht der auf Flechten schmarotzenden Pilze // Hedwigia. 1896. Vol. 35. P. 312—366.

SUMMARY

We present the first annotated list of lichenicolous and allied lichens of Russia. This list is comprised of 86 lichenicolous species in 31 genera. In addition, we include 128 opportunist species, which occasionally live on lichens, in 58 genera. The latter group likely includes potential lichenicolous taxa. The Lichenicolous Index (LI) of Russia, defined as taxa of lichenicolous lichens per taxa of lichens within an area, is 0.025. This suggests over a third of the lichenicolous lichen flora of Russia in not yet known. The lichenicolous genera with the greatest species richness are *Toninia* (16 spp.), *Acarospora* (12), *Caloplaca* (9), *Rhizocarpon* (6) and *Buellia* (5). Ninety two percent of lichenicolous species belong to *Lecanoromycetes*. A mere 20 % of lichenicolous species are obligate parasites, 80 % being facultative ones. Most lichenicolous species colonize crustose host genera *Rhizocarpon*, *Aspicilia*, *Lecanora*, *Lecidea* and *Acarospora*. In contrast, opportunists primarily colonize the foliose genus *Peltigera*. Thirty percent of lichenicolous species are specific to their host genus. Finally, 60 % of lichenicolous species are associated with stone, and just 4 % with bark or wood. The lichenicolous life history may very well promote colonization of extreme ecotopes.

УДК 581. 39 : 633.2.03 (47) (-16)

© В. И. Василевич, Т. В. Бибикова

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПРИРУСЛОВОЙ ПОЙМЫ РЕКИ ВЯТКИ

V. I. VASILEVICH, T. V. BIBIKOVA.

RIVERINE VEGETATION IN THE VYATKA RIVER FLOODPLAIN

197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Поступила 03.12.2007

Растительность прирусловой поймы отличается рядом специфических черт, связанных с паводковым режимом и интенсивным отложением аллювия. В прирусловой пойме р. Вятки на молодых песчаных аллювиях широко распространены сообщества *Petasites spurius*, которые впоследствии сменяются кустарниковыми ивняками из *Salix acutifolia* и *S. viminalis*. В среднем и нижнем течении Вятки нередки леса из *Populus nigra*. В среднем течении была найдена одна небольшая роща из *Salix alba*. Луга прирусловой поймы представлены сообществами *Bromopsis inermis*.

Ключевые слова: растительность прирусловой поймы, ветловые и осокоревые леса, ивняки из *Salix acutifolia*, *S. viminalis*, костровые луга, сообщества *Petasites spurius*.

Растительность прирусловой поймы отличается рядом специфических черт, которые определяются продолжительным заливанием и интенсивным отложением песчаного аллювия. Зарастание молодых песчаных аллювиев начинается, когда отмель поднимется на 1—1.5 м над меженным уровнем реки и достаточно быстро выходит из-под паводковых вод, что позволяет некоторым видам растений успевать проходить жизненный цикл. Прирусловая пойма сравнительно редко привлекала внимание геоботаников, так как она занимает сравнительно небольшую площадь в поймах и представлена далеко не на всем протяжении русла реки.

Асс. Petasitetum spurii (см. таблицу)

Пионером зарастания песчаных аллювиев в большинстве случаев выступает *Petasites spurius*.[1] Это длиннокорневищный псаммофит, способный быстро заселять голый песок. Он образует монодоминантные сообщества с проективным покрытием до 80 %. Постоянных видов в сообществах подбела немного. Довольно постоянно встречается подрост *Salix acutifolia* и *S. viminalis*, реже — *Populus nigra*, что свидетельствует о направлении сукцессии в этих сообществах. Они существуют сравнительно недолго и довольно быстро сменяются ивняками.

Постоянную примесь в травяном ярусе образуют *Bromopsis inermis* и *Equisetum arvense*, со средним постоянством встречаются *Tanacetum vulgare*, *Cenolophium denudatum*, *Elytrigia repens*, *Mentha arvensis*, *Vicia cracca*, *Artemisia procera*. Костер безостый и пырей нередко образуют сообщества в прирусловой пойме и их присутствие в сообществах подбела вполне естественно.

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Фитоценотическая таблица ассоциаций прирусловой поймы р. Вятки

	Salicetum acutifoliae		Salietum viminalis		Populetum nigrae		Salicetum albae		Petasitetum spurius		Elytrigio repentis-Bromopsidetum inermis	
Число описаний	18		16		7		3		17		17	
Salix acutifolia	54	100	3	25		14				47		
Rosa majalis	3	56	1	38	8	71						6
Ulmus glabra	2	39	1	12	9	57		1				
Padus avium	3	33	2	31	1	43		2				
Frangula alnus		17	1	6	1	43						
Populus nigra		17		6	90	100				24		
Salix viminalis	2	11	57	100	4	29				53		
S. pentandra			33	25	4	57	57	3				
S. triandra				6								
Lonicera xylosteum		11			2	29						
Quercus robur	1	11		12				3				6
Pinus sylvestris						14						
Ribes pubescens	2	11		6								
Salix alba		6					60	3				
Ulmus laevis		6		6		14						
Ribes nigrum		6		6	1	29						
Swida alba	1	6		6	7	57						
Salix dasyclados				6								
Sorbus aucuparia						14						
Corylus avellana						14						
Viburnum opulus						14						
Bromopsis inermis	29	100	30	88	16	86	15	3	4	82	54	100
Cenolophium denudatum	3	89	1	56		43	1	2		47	1	41
Veronica longifolia		56		56	1	57		1		35	1	82
Tanacetum vulgare	1	61		38	3	71				59	2	65
Stachys palustris	1	56	2	25	5	71	2	2		6		24
Galium boreale	1	78	2	50	2	71	1	3		6	3	87
Filipendula ulmaria	1	44	1	44		29	1	1			2	53
Heracleum sibiricum	3	72	3	50	1	71	1	3		6	2	59
Lysimachia nummularia	16	67	6	56	2	57	10	3		6		24
Rubus caesius	17	94	10	50	18	100	7	1		35		
Urtica dioica	2	56	8	88	22	100	7	3			2	35
Glechoma hederacea	6	50	13	50	3	43	3	1			1	29
Phalaroides arundinacea	2	50	12	44	8	29	5	2			2	12
Solanum dulcamara		39		31		57	2	3		6		
Lysimachia vulgaris		39		44	1	71	4	3		6		12
Calystegia sepium		17	2	12		29		2				
Mentha arvensis	1	39	1	69		14	4	3	1	41		
Ranunculus repens		39	3	75		29	22	3				12
Archangelica officinalis		33	2	56		29	2	1				-
Petasites spurius	6	44		19		14			51	100	2	6
Equisetum arvense		28		12					2	76		29
Calamagrostis epigeios	2	11		6					1	35		
Elytrigia repens		11		12						47	1	41
Vicia cracca		33		19		14		1		41	1	88
Poa pratensis		22									2	35
Alopecurus pratensis	1	17									2	59

	Salicetum acutifoliae		Salietum viminalis		Populetum nigrae	Salicetum albae		Petasitetum spurius	Elytrigio repentis-Bromopsidetum inermis	
Число описаний	18		16		7	3		17	17	
Lathyrus pratensis		11			14			6	1	47
Phleum pratense		11		6					1	35
Geranium pratense		6			14				6	47
Ranunculus acris		6						6		35
Rumex thyrsiflorus		6						12	1	35
Achillea millefolium				6				18	2	35
Galium mollugo									1	24
Lythrum salicaria				31	14	1	1			
Ptarmica cartilaginea		33		12	29		1	24	1	18
Cirsium setosum		33	1	25				12		24
Angelica sylvestris		28	2	19			2			
Artemisia vulgaris		28		44	14			12		18
Inula salicina		28								18
I. britannica								29		
Rumex confertus		28		19	14		1		2	29
Artemisia procera		22		12	29		2	35		12
Equisetum pratense	1	22		50	43		1	6		18
Sedum telephium		22		19						12
Thalictrum flavum	1	22		38	29			6	1	29
Hieracium prenanthoides		17		19				6		6
Agrostis gigantea		11		12				18		
A. stolonifera		11			14			29		
Erysimum cheiranthoides		11		6				12		
Silene tatarica		11						12		
Trifolium repens		11						6		6
Vicia sepium		11		19						12
V. sylvatica		11					1			
Aegopodium podagraria	1	6		6						
Arctium tomentosum		6		12					1	18
Chaerophyllum bulbosum		6								18
Chenopodium album		6						29		
Convallaria majalis		6			14					
Dactylis glomerata		6		6	14					18
Deschampsia cespitosa		6								12
Festuca pratensis		6						6		24
Leucanthemum vulgare		6						6		12
Poa nemoralis		6		12						
Polygonum lapathifolium		6						12		
Potentilla anserina		6		6				12	1	12
P. argentea		6								6
Rumex obtusifolius					14					
R. acetosa		6		12				6		12
Scrophularia nodosa		6		6						
Silene cucubalis		11		6				12		
Stachys sylvatica		6		12		5	1			
Stellaria hebecalyx		6		6						6
Thalictrum aquilegifolium		6				1	3			
Trifolium medium		6		6	14			12		24

Продолжение таблицы

	Salicetum acutifoliae		Salietum viminalis		Populetum nigrae		Salicetum albae		Petasitetum spurius		Elytrigio repentis-Bromopsidetum inermis	
Число описаний	18		16		7		3		17		17	
Valeriana officinalis		6		6	1	43						
Galium palustre				25			14	3				
Scutellaria galericulata				19		29		2				
Lycopus europaeus				12		29	1	3		12		
Myosotis palustris				12		14						
Thalictrum minus				12								12
T. simplex												12
Anthriscus sylvestris				6	1	14					1	6
Hieracium umbellatum				6								12
Poa palustris				6		14						
Taraxacum officinale				6						6		24
Viscaria vulgaris				6								6
Alisma plantago-aquatica						14				6		
Cuscuta europaea						14						
Naumburgia thyrsiflora						14						
Polygonum amphibium						14				6		
Ptarmica vulgaris						14						
Roegneria canina						14						
Rorippa anceps						14						6
Rubus idaeus						14						
Sagittaria sagittifolia						14						
Symphytum officinale						14						
Equisetum sylvaticum								1				
Silene procumbens										24		6
Carex acuta										12		6
C. praecox										12		18
Corispermum marschallii										12		
Eragrostis pilosa										12		
Rorippa amphibia										12		
R. sylvestris										12		
Salsola pestifer										12		
Agrostis tenuis										6		12
Coronaria flos-cuculi										6		6
Festuca rubra										6		6
Trifolium pratense										6	1	6
Ranunculus fallax												24
Sanguisorba officinalis												18
Pimpinella saxifraga												18
Allium angulosum											1	18

Примечание. Левые числа в поле таблицы — среднее проективное покрытие в %, правые — постоянство в %.

В литературе эти сообщества упоминаются редко. W. Matuszkiewicz (1984) приводит *Petasites spurius* как дифференциальный вид асс. Corynephoro-Silenietum tataricae Libb. 1931, которая широко распространена в поймах всех крупных рек Польши. Она относится к классу Sedo-Scleranthetea, а среди характерных видов этого класса, порядка Festuco-Sedetalia и союза Armerion elongatae почти совершенно нет видов, которые встречались бы в сообществах подбела в пойме р. Вятки. Из этих видов изредка встречается только *Silene tatarica*. В 17 описаниях этой ассоциации было отмечено 75 видов, бо́льшая часть которых — луговые виды, значительно различающиеся по экологии (от гигрофитов до типичных мезофитов). Из относительно редких видов, связанных с прирусловой песчаной поймой р. Вятки, нужно упомянуть *Silene procumbens*, *Corispermum marschallii*, *Eragrostis pilosa*, *Salsola pestifer*.

В верховьях р. Камы (в пределах Кировской обл.) в сообществах подбела обилен *Equisetum arvense* и встречается *Eragrostis pilosa* (Крюгер, 1954). В пойме р. Северной Двины в этих сообществах также обилен *Equisetum arvense* (Корчагин, 1932). В плавнях Причерноморья (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989) группировки *Petasites spurius* значительно отличаются по видовому составу от вятских, но общих видов довольно много. На северо-востоке Польши, в Пуще Курпиовской (Faliński, 1965) в типе сообществ *Petasites spurius* постоянны и обильны *Equisetum arvense* и *Agrostis stolonifera*.

Асс. Salicetum acutifoliae

Это широко распространенная ассоциация в прирусловой пойме р. Вятки и ее крупных притоках. *Salix acutifolia* образует сомкнутый кустарниковый ярус высотой до 4—5 м. Под ее пологом постоянна *Rosa majalis*, покрытие которой может доходить до 10—20 %. Иногда бывают обильны *Padus avium*, *Ulmus glabra*, *Salix viminalis*, но их встречаемость невысока. Травяной ярус в этих ивняках сомкнутый. Общее проективное покрытие составляет 60—100 %. Основными доминантами в нем являются *Bromopsis inermis*, *Rubus caesius*, *Lysimachia nummularia*. Кроме них постоянны *Galium boreale*, *Heracleum sibiricum*, *Cenolophium denudatum*, *Tanacetum vulgare*, *Stachys palustris*, *Urtica dioica*, *Veronica longifolia*.

Ареал *Salix acutifolia* не выходит за пределы Восточной Европы, западнее она не встречается, и соответственно никаких ассоциаций с этим видом в Центральной Европе нет. На территории бывшего СССР *S. acutifolia* распространена на берегах Ладожского озера, на южном берегу Онежского озера, в бассейнах рек Северной Двины, Мезени, Верхней Печоры, Волги, Дона, Нижнего и Среднего Днепра, на песках Волго-Уральского междуречья, в Восточном Предкавказье и Западном Казахстане (Скворцов, 1977).

В поймах рек Волги и Камы в пределах Татарстана (Марков, Фирсова, 1955) еще до строительства каскада волжских водохранилищ описана асс. Salicetum acutifoliae calamagrostidosum, где в травяном ярусе обильны *Calamagrostis epigeios*, *Petasites spurius*, *Tanacetum vulgare*, *Artemisia campestris*. По сравнению с вятскими сообществами они более сухие и несколько остепненные.

На Северной Двине в группировках *S. acutifolia* обильны *Equisetum arvense*, *Bromopsis inermis*, *Trifolium repens* и другие луговые мезофиты, имеется примесь гигромезофитов (*Polygonum amphibium*, *Mentha arvensis*, *Ranunculus repens*, *Veronica longifolia*) и небольшого числа сорных видов (Корчагин, 1932). В Белоруссии *Salix acutifolia* образует сообщества, в травяном ярусе которых доминируют *Koeleria glauca* или *Calamagrostis epigeios*, появляется примесь степных видов: *Koeleria delavignei*, *Agrostis vinealis*, *Filipendula vulgaris*, *Dianthus borbasii* (Парфенов, Мазан, 1986). В пойме р. Дон травяной ярус еще более ксерофильный, в нем обильна *Artemisia marschalliana*, встречаются *Festuca valesiaca*, *Artemisia austriaca*, *Achillea gerberi* (Киреев, 1961). Южнее, в Украинском Полесье (Афанасьєв, 1958), в ивняках из *Salix acutifolia* и с доминированием в травяном ярусе *Calamagrostis epigeios* часто встречаются *Agrostis vinealis*, *Artemisia campestris*, *Asparagus officinalis*, *Genista tinctoria*. В поймах рек юго-востока Украины (Бельгард, 1950) в шелюжниках с *Calamagrostis epigeios* преобладают ксерофиты и мезоксерофиты, но встречаются сообщества, где редкий травяной ярус образуют гигрофиты и гидрофиты. В устьях рек черноморского бассейна (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989) в таких ивняках доминантом бывает также *Carex praecox*. В них присутствует значительное число степных видов, среди которых *Festuca valesiaca*, *Kochia prostrata*, *Agropyron pectinatum*.

Acc. Salicetum viminalis

Эта ассоциация широко распространена в прирусловой пойме р. Вятки. Кустарниковый ярус высотой 3—5 м имеет среднюю сомкнутость 60 % (от 20 до 80 %). Других постоянных видов в кустарниковом ярусе нет. Иногда бывают обильны *Padus avium*, *Salix acutifolia*, *S. pentandra*, *Frangula alnus*. *Salix triandra*, которая является одной из главных составляющих кустарникового яруса в европейской асс. Salicetum triandro-viminalis, была встречена только один раз. Основными видами в травяном ярусе являются *Bromopsis inermis*, *Urtica dioica*, *Ranunculus repens*, *Lysimachia nummularia*, *Galium boreale*, *Glechoma hederacea*, *Rubus caesius*. Кроме них постоянны (50 % и более) *Mentha arvensis*, *Veronica longifolia*, *Equisetum pratense*, *Archangelica officinalis*, *Heracleum sibiricum*. *Phalaroides arundinacea*, который обилен и постоянен в этих ивняках во многих районах, в описаниях из поймы р. Вятки имеет сравнительно невысокое постоянство и редко бывает обилен.

Видовой состав очень близок к составу сообществ *Salix acutifolia*, что говорит о сходстве условий местообитания занимаемых этими видами ив, но они образуют обычно монодоминантный ярус, что позволяет рассматривать их сообщества как отдельные ассоциации. Смешанные сообщества этих видов встречаются, но редко.

Сообщества *Salix viminalis* описаны во многих регионах России. Детальную характеристику этих ивняков в нижнем течении р. Печоры дал Ф. В. Самбук (1930), где он описал древовидные ивняки высотой 7—10 м с разреженным древесным ярусом и сплошным травным покровом, в котором доминируют *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis purpurea* или *Bromopsis inermis*. В верховьях р. Камы В. А. Крюгер (1954) выделил две ассоциации с доминированием *Salix viminalis*, несколько отличающиеся по обильным видам от вятских сообществ, но близкие по преобладанию мезофитов в травяном ярусе. В поймах рек Камы и Волги в Татарстане в ивняках из *Salix viminalis* обильны *Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea*, *Lysimachia vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Urtica dioica*, *Rubus caesius* (Марков, Фирсова, 1955). В пойме р. Печоры описаны две ассоциации с кустарниковым ярусом из *S. viminalis*, в одной из них в травостое доминирует *Bromopsis inermis*, а в другой — *Filipendula ulmaria* и *Deschampsia cespitosa* (Шушпанникова, 1996). Участие гигрофитов в этих ассоциациях невелико. В поймах рек Литвы формация Saliceta viminalis распространена широко (Смалюкас, 1964). В ассоциациях этой формации доминируют *Rubus caesius*, *Phalaroides arundinacea*, *Urtica dioica*. Таковы же и ассоциации Salix viminalis Белоруссии (Мазан, 1982; Парфенов, Мазан, 1986). В пойме р. Оби в асс. Salicetum triandro-viminalis выделены фации с *Carex acuta*, *Phalaroides arundinacea* и *Calamagrostis langsdorfii* (Таран, 1993).

В большинстве работ по ивнякам из *Salix viminalis* в поймах рек Западной Сибири, в травяном ярусе обильны гигрофиты. Там встречаются *Stachys palustris*, *Scu-*

tellaria galericulata, *Comarum palustre*, *Epilobium palustre*, *Lysimachia vulgaris* (Барышников, 1933), иногда доминирует *Calamagrostis langsdorfii* (Савкина, Тазьба, 1961; Дыдина, 1961; Титов, Овечкина, 2000). Ивняки из *S. viminalis* в Западной Сибири гораздо более сырые, чем в Европе, что связано с более продолжительным паводком на реках этого региона. Бросается в глаза отсутствие *Rubus caesius*, характерного вида лесов и кустарников прирусловой поймы. Ареал ежевики не простирается далеко на север. Она отсутствует в пойме р. Печоры, а в пойме р. Вятки обильно встречается только в нижнем и среднем ее течении.

В Центральной Европе широко распространена асс. Salicetum triandro-viminalis Lohmeyer 1952. Характерные виды этой ассоциации — только эти виды ив, а в травяном ярусе постоянны и обильны *Urtica dioica*, *Glechoma hederacea*, *Rubus caesius*, *Galium aparine*, *Phalaroides arundinacea*, *Calystegia sepium* (Olaczek, 1976; Neuhäuslova, 1985; Passarge, 1985). Во флористической классификации ивняков мало внимания уделяется видам травяного яруса, что отчасти справедливо, так как их видовой состав варьирует очень сильно, а постоянных видов, кроме ив, может и не быть (Sokołowski, 1980).

Асс. Populetum nigrae

В нижнем течении р. Вятки, в Малмыжском р-не находится довольно большой массив осокорников, который в конце 1980-х годов находился в стадии разрушения, так как осокорь достиг предельного возраста. В нижнем и среднем течении р. Вятки осокорь встречается нередко узкими полосками вдоль русла реки, в местах, где река размывает старую прирусловую пойму.

Древесный ярус характеризуется абсолютным доминированием *Populus nigra*, лишь иногда к нему примешивается *Ulmus laevis*. Средняя сомкнутость древостоя — 0.5 (от 0.3 до 0.7). Кустарниковый ярус с покрытием 20—40 % состоит из *Rosa majalis*, *Swida alba*, *Frangula alnus*, *Padus avium*, изредка встречаются *Salix viminalis* и *S. pentandra*.

Травяной ярус имеет среднее проективное покрытие около 70 %. В нем обильны и постоянны *Rubus caesius*, *Urtica dioica*, *Bromopsis inermis*, постоянны *Heracleum sibiricum*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium boreale*, *Stachys palustris*. Иногда бывает обилен *Phalaroides arundinacea*.

Литературные данные по осокоревым лесам немногочисленны, что объясняется плохой сохранностью этих лесов. Ближайшие к этому району осокорники были приведены для пойм рек Волги и Камы в пределах Татарстана (Марков, Фирсова, 1955). Они выделили несколько ассоциаций осокорников: Populetum nigrae petasitoso-calamagrostidosum, P. nigrae calamagrostidosum (обе с *Calamagrostis epigeios*), P. nigrae bromosum (с *Bromopsis inermis*), P. nigrae phalaridoso-bromosum (с *Phalaroides arundinacea*), P. nigrae stachydoso-rubosum (с *Stachys palustris* и *Rubus caesius*). Осокорники чаще описывали в южной части Русской равнины, так как далеко на север в этом регионе они не распространены. Ф. Н. Дингельштедт (1929) в пойме р. Дон описал осокорники, в травяном ярусе которых обильны *Phlomis tuberosa*, *Lysimachia nummularia*, *Aristolochia clematitis*, *Elytrigia repens*. В Волго-Ахтубинской пойме выделены осокорник ежевичный и осокорник разнотравно-злаково-черноколосовоосоковый с *Carex melanostachya* (Невидомов, 1993). В плавнях рек Черноморского бассейна встречаются осокорники с подлеском из *Amorpha fruticosa*, с доминированием в травяном ярусе *Rubus caesius*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Agrostis stolonifera* (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989). Ф. Л. Бельгард (1950) для юго-востока Украины описывает осокорники с *Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis*, *Carex praecox*, *Rubus caesius*. Такие же осокорники приводит для Украины в целом В. С. Ткаченко (1971а). Он отмечает господство в травяном ярусе луговых видов. В пойме р. Оби осокорники распространяются гораздо дальше на север, там они достигают широты 61°20′ (Алехина, 1970). Реки западной Сибири текут с юга на север, что позволяет деревьям прирусловой поймы легко распространяться вниз по течению. А. Ф. Алехина выделила там несколько ассоциаций осокорников, в травяном ярусе которых обильны *Carex acuta*, *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Phalaroides arundinacea*, *Rubus caesius*.

В Центральной Европе самой распространенной ассоциацией осокорников является Salici-Populetum с характерными видами *Salix alba*, *Populus nigra*, *P. alba* (Sokołowski, 1980). Эти виды говорят о широком объеме данной ассоциации, включающей сообщества, где могут преобладать каждый из них. При описании таких лесов редко упоминают о характерных и дифференциальных видах, что, по-видимому, объясняется отсутствием видов, тесно связанных с ними. В пойме р. Одер H. Passarge (1985) описал две ассоциации осокоревых лесов: Agrostio-Populetum с обильными и постоянными *Agrostis stolonifera*, *Ranunculus repens*, *Rumex crispus*, *Phalaroides arundinacea*, *Rorippa amphibia*, *Agrostis gigantea* и Agropyro-Populetum с постоянными и обильными *Elytrigia repens*, *Alopecurus pratensis*. В пойме Эльбы, кроме Salici-Populetum, встречается на более сухих местообитаниях Sambuco-Populetum, в кустарниковом ярусе которой обильна *Sambucus nigra*, а в травяном ярусе обильны и постоянны *Alliaria officinalis*, *Galium aparine*, *Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria*, *Rubus caesius*, *Glechoma hederacea* (Mráz, Šika, 1965).

Acc. Salicetum albae

Ветла очень редка в пойме р. Вятки. Была обнаружена только одна роща на левом берегу р. Вятки, в 3 км выше по течению реки от пос. Медведок. Она расположена на обширной песчаной отмели и отделена от русла реки широкой полосой сообщества *Salix acutifolia*. Эта роща молода, высота полога ветлы 18 м, средний диаметр 15 см. В подлеске обильна *Salix pentandra*, встречается подрост дуба. В травяном ярусе обильны и постоянны *Bromopsis inermis*, *Galium palustre*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Urtica dioica*.

В поймах многих крупных рек встречаются ветлянники, в травяном ярусе которых обильны самые разные виды, но во всех случаях сохраняется мезогигрофильный характер травяного покрова. Из пойм рек Вятки и Камы в Татарстане описаны ассоциации Salicetum albae agrostidosum stoloniferae с преобладанием в травяном ярусе *Agrostis stolonifera* и *Lysimachia nummularia* и асс. Salicetum albae rubosum caesiae с *Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea*, *Rubus caesius* и *Urtica dioica* в травяном ярусе (Марков, Фирсова, 1955). В южнотаежной части поймы р. Оби в ветлянниках обильны *Agrostis gigantea*, *Phalaroides arundinacea*, встречаются *Ranunculus repens*, *Galium palustre*, *Veronica longifolia*, *Galium palustre* (Афанасьева, Ремезова, 1968). Ветлянник кустарниково-разнотравный из поймы р. Оби в лесостепной зоне имеет чисто мезофильный состав травяного яруса, а в ветляннике кустарниково-ежевичном и ветляннике крупнотравном значительное участие в травяном ярусе принимают гигрофиты — *Lysimachia vulgaris*, *Lycopus exaltatus*, *Filipendula ulmaria*, *Stachys palustris*, *Caltha palustris* (Бокк, 1971). В низовьях Оби и Иртыша диагностическими видами асс. Phalarido-Salicetum albae Denisova 1988 выступают *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Stachys palustris*, *Equisetum arvense* (Ильина и др., 1988). В широко распространенной в Белорусском Полесье асс. Salicetum albae polygonosum доминируют в травяном ярусе *Phalaroides arundinacea* и *Polygonum amphibium* (Парфенов, Мазан, 1986). В пойме р. Днепр в украинском Полесье в редком травяном ярусе встречаются *Agrostis stolonifera*, *A. canina*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Poa palustris*, *Galium palustre* (Афанасьєв, 1958). В пойме р. Хопёр в травяном покрове господствуют *Glyceria maxima*, *Urtica dioica*, а на повышениях — *Galium palustre*, *Polygonum hydropiper* (Смирнова, 1940). Ветлянник ежевичный в пойме р. Дон характеризуется господством ежевики, высоким обилием *Urtica dioica* и *Artemisia paniculata*, наличием *Solanum dulcamara* и *Lysimachia vulgaris* (Киреев, 1961). В дельте Волги А. Д. Фурсаев (1940) описал несколько ассоциаций ветлянников, в которых доминантами выступают *Carex acuta*, *Phragmites australis*, *Calamagrostis pseudophragmites*, *Elytrigia repens*, *Carex praecox*. В поймах рек юго-востока Украины в ветлянниках также преобладают мезогигрофиты и гигрофиты: *Agrostis stolonifera*, *Iris pseudacorus*, *Phragmites australis*, *Carex acuta*, *Lysimachia vulgaris*, *Lycopus europaeus*, *Scutellaria galericulata* (Бельгард, 1950; Ткаченко, 1971б). В плавнях Причерноморья выделены 9 ассоциаций с древесным ярусом из *Salix alba* (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989). В травяном ярусе этих ассоциаций доминируют *Thelypteris palustris*, *Carex acutiformis*, *C. pseudocyperus*, *Phragmites australis*, *Agrostis stolonifera*, *Calamagrostis epigeios*, *Elytrigia repens*. В пойме нижнего Дона в низинных ветлянниках в травяном ярусе обильны будра, ландыш, бодяк разнолистный, а в ветлянниках высоких уровней — ежевика, вьюнок полевой, паслен сладко-горький и крапива (Бабков, 1974).

Salicetum albae из поймы р. Мур в Австрии имеет кустарниковый ярус из *Swida sanguinea* и *Sambucus nigra*, а травяной ярус включает виды сорняков и влаголюбивые *Ranunculus repens*, *Rumex aquaticus*, *Iris pseudacorus*, *Myosotis palustris*, *Phragmites australis*, *Phalaroides arundinacea* (Wendelberger, 1960). Irido-Saicetum albae Passarge 1968 из поймы Одера характеризуется высоким обилием *Rorippa amphibia* и *Lysimachia vulgaris* (Passarge, 1985). W. Matuszkiewicz (1984) относит леса из *Salix alba* к асс. Salici-Populetum (Tx. 1931) Meijer Dress 1936. Salicetum albae из Чехии (Neuhäuslova, 1987) представлена 3 субассоциациями. В S. a. phragmitetosum дифференциальными видами служат *Polygonum amphibium*, *Phragmites australis*, *Carex riparia*, *Glyceria maxima*, а в субасс. myosotidetosum-*Myosotis palustris*, *Polygonum mite*, *P. hydropiper*. В травяном ярусе этой субассоциации доминируют *Phalaroides arundinacea*, *Urtica dioica*, *Poa trivialis*. В субасс. typicum доминируют *Carex acutiformis*, *Phalaroides arundinacea*, *Rubus caesius* и *Urtica dioica*.

Во флористической классификации эти сообщества обычно относят к классу Salicetea purpurae Moor 1958, для которого W. Matuszkiewicz (1984) приводит как характерные виды только *Salix purpurea* и *S. fragilis*, а для союза Salicion albae-*Salix viminalis*, *S. alba*, *S. triandra*, *S. amigdalina*. В асс. Salici-Populetum характерные виды — *Populus alba*, *P. nigra*, *S. alba*. Травянистые виды в этих списках отсутствуют полностью.

Флористическая классификация пойменных лесов и кустарников не получается слишком удачной, так как эти типы сообществ лишены травянистых видов, которые имеют фитоценотический оптимум и могут служить в качестве характерных видов. Только *Rubus caesius* тесно связана с лесами и кустарниками прирусловой поймы. Ассоциации этих сообществ выделяют обычно по видам деревьев и кустарников, которые и являются их характерными видами. Объединение в рубрике «диагностические виды» характерных и дифференциальных видов лишь создает впечатление флористической определенности лесов и кустарников прирусловой поймы. А. Д. Булохов и А. И. Соломещ (2003) приводят в качестве диагностических видов класса и порядка *Calystegia sepium*, *Humulus lupulus*, *Stachys palustris*, *Urtica dioica*, *Mentha arvensis*, *Symphytum officinale*, *Phalaroides arundinacea.*

Асс. Elytrigio repentis-Bromopsidetum inermis — кострвые луга

В прирусловой пойме на легких почвах луговые сообщества образуют преимущественно корневищные злаки, из которых наиболее широко распространены *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*. Пырейные луга в пойме р. Вятки встречаются очень редко, тогда как костровые распространены довольно широко. По своему составу сообщества *Bromopsis inermis* близки к ивнякам и осокорникам. *Bromopsis inermis* — один из основных доминантов в лесных и кустарниковых сообществах прирусловой поймы. Объединяет их также высокое постоянство и обилие *Galium boreale*, *Heracleum sibiricum*, *Cenolophium denudatum*, *Veronica longifolia*, *Filipendula ulmaria*, но на костровых лугах значительно выше постоянство и обилие большого числа луговых видов: *Vicia cracca*, *Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Elytrigia repens*, *Lathyrus pratensis*, *Phleum pratense*, *Geranium pratense*, *Ranunculus acris*, *Rumex thyrsiflorus*, *Achillea millefolium*, *Galium mollugo*, которые не выносят значительного затенения и корневой конкуренции со стороны деревьев и кустарников.

Сообщества с высоким обилием или доминированием *Bromopsis inermis* широко распространены в прирусловой пойме рек Восточной Европы от подзоны северной тайги до степной зоны. На этом пространстве костровые луга не остаются однородными. В пределах лесной зоны они представляют собой чисто мезофильные сообщества, в которых костер безостый растет вместе с *Agrostis gigantea*, *Elytrigia repens*, *Alopecurus pratensis* и даже иногда с *Phalaroides arundinacea* (Игошина, 1927; Антипин, Пчелкин, 1929; Корчагин, 1932; Данилова, Шухардин, 1936; Данилова, 1954; Котелина, 1959; Сторожева, 1962). Но южнее в костровниках начинают появляться виды остепненных лугов и луговых степей. Несколько южнее обследованного нами региона, в Татарстане, М. В. Марков (1946) описал типчаково-кострово-пырейный луг с *Festuca valesiaca*, *Poa angustifolia*, *Galium verum*, *Salvia verticillata*, *Filipendula vulgaris*, *Thymus marschallianus*, но его пырейно-костровый луг очень близок к костровым лугам прирусловой поймы р. Вятки. В разнотравно-костровой ассоциации из поймы р. Мёши (Татарстан) встречаются *Seseli libanotis*, *Phlomis tuberosa*, *Poa angustifolia*, *Medicago falcata* (Любарский, 1958). В пойме р. Дон 2 ассоциации были отнесены к остепненным лугам, к союзу Trifolion montani. Одна из них, Rumo conferti-Bromopsidetum inermis, характеризуется высоким обилием *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Alopecurus pratensis* и наличием ряда степных видов. Примерно такой же флористический состав в асс. Medicago falcatae-Bromopsidetum inermis (Барабаш и др., 1989). В Башкирии асс. Poo angustifoliae-Bromopsidetum inermis отнесена к союзу Festucion pratensis, хотя некоторые луговостепные виды в ней все же встречаются (Денисова и др., 1986). В европейской литературе не удалось найти каких-либо сведений о сообществах костровых лугов. Только W. Matuszkiewicz (1984) приводит *Bromopsis inermis* как характерный вид порядка Festucetalia valesiacae.

По-видимому, рационально выделять в костровниках 2 ассоциации: одну чисто мезофильную, а другую с примесью степных видов, но не включать в диагностические виды остепненных костровников пастбищный сорняк *Rumex confertus*.

Наша асс. Elytrigio repentis-Bromopsidetum inermis охватывает все костровые луга лесной зоны без примеси видов остепненных лугов и названа по двум видам, которые часто встречаются вместе в прирусловой пойме. Отнесение этой ассоциации к какому-либо союзу — дело будущего, когда ценотическое разнообразие лугов будет изучено более детально и последовательно.

В геоботанике господствует точка зрения о вторичности подавляющего большинства луговых сообществ поймы. Согласно этой точке зрения, луга возникают в пойме после вырубки лесов и кустарников. Однако А. П. Шенников (1914) считал, что часть лугов не проходила лесной стадии, если выпас скота начинался в травяных сообществах прирусловой поймы, а это препятствовало зарастанию их деревьями и кустарниками.

Сравнение ассоциаций кустарников и деревьев прирусловой поймы показало, что флористические различия между ними довольно слабые. Даже в древесном и кустарниковом ярусах нет видов, которые встречались бы только в одной—двух ассоциациях. Не менее сложно найти различия и в травяном ярусе. В связи с этим во флористической классификации ассоциации этой растительности выделяют по одному—двум видам ив, которые и рассматривают как характерные виды. Б. М. Миркин (1968), сопоставляя ветловые и осокоревые леса, сформулировал положение о фитоценотической замещаемости видов. Два или более видов, занимая аналогичные экотопы и оказывая сходное воздействие на среду, определяют значительное сходство флористического состава сообществ, что и определяет фитоценотическую замещаемость.

Populetum nigrae — более зрелый тип сообществ, осокорники сменяют ивняки в ходе сукцессии в прирусловой пойме. Это отражается в том, что в осокорниках выше обилие и встречаемость *Ulmus glabra*, *Frangula alnus*, *Swida alba*. Очень малое число описаний (3) в Salicetum albae не позволяет с уверенностью говорить о флористических особенностях этой ассоциации.

Во всех ассоциациях прирусловой поймы в травяном ярусе постоянны и обильны *Bromopsis inermis*, *Cenolophium denudatum*, но во всех кустарниковых и лесных ассоциациях общих постоянных видов гораздо больше. Это *Rubus caesius*, *Galium boreale*, *Heracleum sibiricum*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Urtica dioica*, *Glechoma hederacea*, *Phalaroides arundinacea*. Эти виды создают основную часть массы травостоя. В асс. Petasitetum spurius присутствуют многие из этих видов, но покрытие большинства из них невелико, а встречаемость ниже, чем в ивняках. Только *Equisetum arvense*, *Silene procumbens* и *Calamagrostis epigeios* имеют здесь максимальное для сообществ прирусловой поймы постоянство. *Petasites spurius* сохраняется под пологом ивняков, но с невысоким обилием и низкой жизненностью (там он не цветет и не плодоносит). Больше его под пологом *Salix acutifolia*, что свидетельствует о том, что этот вид ивы первым заселяет открытые песчаные аллювии. Но динамические отношения между ней и *Salix viminalis* не всегда складываются одинаково. На молодой песчаной отмели у пос. Шурма в нижнем течении р. Вятки, возвышающейся менее чем на метр над урезом воды в межень, первой поселяется *Salix viminalis*, а выше идет широкая полоса, занятая *Salix acutifolia*.

Кроме этих ассоциаций в прирусловой пойме р. Вятки встречаются два очень редких типа сообществ, заслуживающих краткого упоминания. Тип сообществ *Artemisia procera* был встречен на песчаной отмели у пос. Медведок, немного выше автомобильного моста через Вятку. На сильно вытоптанном участке наиболее обильным видом является *Artemisia procera*. Кроме нее обильны *Tanacetum vulgare*, *Agrostis gigantea*, *Inula britannica*, *Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea*. Тип сообществ *Eragrostis pilosa* был найден в нижнем течении р. Вятки у пос. Сосновка на участке песчаной поймы над обрывом к руслу реки высотой 4—5 м. Этот участок поймы сильно нарушен, рядом находятся штабеля бревен. В сообществе, кроме *Eragrostis pilosa*, присутствуют сорняки и рудеральные растения: *Chenopodium album*, *Echinochloa crus-galli*, *Plantago major*, *Polygonum aviculare*, *Setaria viridis*. Оба типа сообществ представляют собой антропогенно измененные варианты развития растительности в прирусловой пойме.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехина А. Ф. Осокорники поймы р. Оби // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1970. Вып. 2. С. 53—59.

Антипин Н. А., Пчелкин В. М. Заливные луга по реке Нерли // Тр. Иваново-Вознесенского губ. научн. общ. краеведения. 1929. Вып. 6. С. 7—57.

Афанасьєв Д. Я. Деревно-чагарникова рослинність заплави поліського Дніпра // Укр. бот. журн. 1958. Т. 15. № 1. С. 48—60.

Афанасьева Т. В., Ремезова Г. Л. Почвы и растительность поймы южнотаежной части р. Оби // Вестн. МГУ. Сер. биол., почв. 1968. № 2. С. 90—100.

Бабков В. А. Типы пойменных лесов Нижнего Дона // Сб. статей Новочеркасского инж.-мелиор. ин-та. 1974. Т. 15. Вып. 3. С. 48—56.

Барабаш Г. И., Соломещ А. И., Александрова К. И., Миркин Б. М. Синтаксономия луговой растительности Среднего Дона. I. Характеристика степей и остепненных лугов. 1989. Деп. в ВИНИТИ. 38 с.

Барышников М. К. Луга Оби и Иртыша Тобольского Севера. М., 1933. 95 с.

Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. Киев, 1950. 246 с.

Бокк Э. Н. Типы пойменных ивняков и особенности их лесовосстановления // Тр. по лесному хозяйству Западной Сибири. 1971. Вып. 9. С. 208—220.

Булохов А. Д., Соломещ А. И. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск, 2003. 359 с.

Данилова М. М. Луга юго-западных районов Молотовской области // Уч. зап. Молотовского ун-та. 1954. Т. 8. Вып. 4. С. 43—52.

Данилова М. М., Шухардин В. Н. Классификация лугов долины Камы и ее притоков на отрезке Пермь—Соликамск // Изв. Биол. НИИ при Пермском ун-те. 1936. Т. 10. Вып. 9—10. С. 453—465.

Денисова А. В., Мухамедшина В. С., Онищенко Л. И., Миркин Б. М. Материалы к классификации луговой растительности европейской части СССР. I. Пойменные луга Башкирии. Порядок Galietalia veri. 1986. Деп. в ВИНИТИ. 45 с.

Дингельштедт Ф. Н. Очерк пойменных лесов долины Дона // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929. С. 157—174.

Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Плавни Причерноморья. Киев, 1989. 272 с.

Дыдина Р. А. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа // Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера. 1961. Т. 10. С. 159—250.

Игошина К. Н. Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой // Тр. биол. НИИ при Пермском ун-те. 1927. Т. 1. С. 1—123.

Ильина И. С., Денисова А. В., Миркин Б. М. Синтаксономия растительности низовий Оби и Иртыша. I. Общая характеристика синтаксономии. Классы Salicetea purpurea и Querco-Fagetea. 1988. Деп. в ВИНИТИ. 7 с.

Киреев А. Ф. Типы пойменных лесов Дона между г. Серафимовичем и устьем р. Хопра // Тр. Сталингр. сельхоз. ин-та. 1961. Т. 11. Вып. 3. С. 249—258.

Корчагин А. А. Поемные луга реки Северной Двины в Черевковском районе // Тр. ботан. музея АН СССР. 1932. Вып. 25. С. 269—348.

Котелина Р. С. Пойменные луга р. Вычегды и пути их улучшения // Луга Коми АССР. М.; Л., 1959. С. 5—172.

Крюгер В. А. О формировании луговой растительности в пойме Верхней Камы // Уч. зап. Молотовского ун-та. 1954. Т. 8. Вып. 4. С. 19—42.

Любарский Е. Л. Луга в пойме р. Мёши // Уч. зап. Казан. ун-та. 1958. Т. 118. Кн. 1. С. 182—229.

Мазан І. Ф. Геабатанічныя асаблівасці і тыпалагічная характарыстыка вербалозу (Saliceta) Беларусі // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1982. № 4. С. 3—9.

Марков М. В. Луга Татарской АССР // Уч. зап. Казан. ун-та. 1946. Т. 106. Кн. 1. 166 с.

Марков М. В., Фирсова М. И. Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Уч. зап. Казан. ун-та. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 5—94.

Миркин Б. М. Специфика доминантов и экологическая классификация фитоценозов // Уч. зап. Пермского пед. ин-та. 1968. Т. 64. С. 27—30.

Невидомов А. М. Генетическая классификация тополевых и ветловых лесов Волго-Ахтубинской поймы // Лесоведение. 1993. № 5. С. 40—47.

Парфенов В. И., Мазан И. Ф. Ивы Белоруссии. Минск, 1986. 167 с.

Савкина З. П., Тазьба С. М. Луга низовьев р. Печоры, их использование и улучшение // Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера. 1961. Т. 10. С. 5—48.

Самбук Ф. В. Ботанико-географический очерк долины реки Печоры // Тр. Бот. музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 49—145.

Скворцов А. К. Ива остролистная // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Л., 1977. С. 49.

Смалюкас Д. Ю. Приречные ивняки Литовской ССР // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1964. № 3(35). С. 23—40.

Смирнова Е. А. Очерк лесов долины р. Хопра по исследованию в Аркадакской даче Балашовского района // Тр. Лесотехн. акад. 1940. № 56. С. 116—139.

Сторожева М. М. Луга речных долин Ивдельского Урала // Тр. ин-та биол. УФАН. 1962. Вып. 28. С. 3—37.

Таран Г. С. Синтаксономический обзор лесной растительности поймы средней Оби // Сибирский биол. журн. 1993. № 6. С 85—91.

Титов Ю. В., Овечкина Е. С. Растительность поймы реки Вах. Нижневартовск, 2000. 123 с.

Ткаченко В. С. Ліси з осокора чорного // Ліси УРСР. Київ, 1971а. С. 352—357.

Ткаченко В. С. Ліси з верби білої // Ліси УРСР. Київ, 1971б. С. 348—352.

Фурсаев А. Д. Материалы к вопросу о сукцессиях лесных ассоциаций в дельте Волги // Тр. Астрахан. заповедника. 1940. Вып. 3. С. 138—154.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шенников А. П. О возникновении и смене растительных формаций на речных аллювиях // Тр. Петроград. общ. естествоисп. 1914. Т. 44—45. Вып. 3. С. 140—158.

Шушпанникова Г. С. Характеристика сообществ ивняков реки Печоры // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 37—45.

Faliński J. B. O roślinności Zielonej Puszcsy Kurpiowskej // Acta soc. bot. Polon. 1965. Vol. 34. N 4. S. 714—752.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa, 1984. 298 S.

Mráz K, Šika A. Böden und Vegetation der Auenwaldstandorte // Feddes repert. 1965. Beiheft 142. S. 5—64.

Neuhäuslova Z. Salicetum triandro-viminalis — společenstvo křovitých vrb na březich českych a moravských toků // Preslia. 1985. Vol. 57. N 4. S. 313—333.

Neuhäuslova Z. Společenstva bilé a vrby křthne v České socialistické republice // Preslia. 1987. Vol. 59. N 1. S. 25—50.

Olaczek R. Park w Uniejowie — zagadnienie regeneracji naturalnego zespołu roślinnego // Acta univ. Lodziensis. Ser. 2. 1976. N 2. S. 81—107.

Passarge H. Phanerophyten—Vegetation der märkischen Oderaue // Phytocoenologia. 1985. Vol. 13. N 4. S. 505—603.

Sokołowski A. W. Zbiorowiska leśne północno-wschodniej Polski // Momogr. Bot. 1980. Vol. 60. 205 p.

Wendelberger E. Die Auwaldtypen an der steirischen Mur // Mitt. Naturwiss. Vereins für Steiermark. 1960. Bd 90. S. 150—183.

SUMMARY

The stands with dominance of *Petasites spurius* cover new sand alluvial deposits. They are changed by willow communities of *Salix acutifolia* and *S. viminalis.* Forest stage of riverine vegetation dynamics consists of *Populus nigra* community. *Salix alba* is a very rare species in the Vyatka floodplain: only one little grove was found in the middle course of the river. The community of *Bromopsis inermis* is the commonest type of riverine meadow vegetation.

УДК 58.036.5 : [581.17 : 582.542.1]

© Ю. В. Венжик,[1] С. А. Фролова,[1] Н. К. Котеева,[2]
Е. А. Мирославов,[2] А. Ф. Титов[1]

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*) НА НАЧАЛЬНОМ ЭТАПЕ ХОЛОДОВОЙ АДАПТАЦИИ

YU. V. VENZHIK, S. A. FROLOVA, N. K. KOTEYEVA,
E. A. MIROSLAVOV, A. F. TITOV. STRUCTURAL AND FUNCTIONAL FEATURES
OF *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*) PLANTS AT THE INITIAL PERIOD
OF COLD ADAPTATION

[1] Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (8142) 76-98-10
E-mail: venzhik@krc.karelia.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: knouria@mail.ru

Поступила 27.12.2007

На проростках пшеницы (*Triticum aestivum* L.) изучены динамика холодоустойчивости, ультраструктура клеток мезофилла, содержание фотосинтетических пигментов, а также активность амидаз и цистеиновых протеиназ в начальный период холодового (4 °C) закаливания. Показано, что уже в первые часы действия низкой температуры в клетках растений происходит целый ряд структурных и функциональных изменений. Обсуждается их роль как части комплекса адаптивных изменений, благодаря которым растения оказываются способными переносить без губительных последствий действие низких температур.

Ключевые слова: холодоустойчивость, ультраструктура листа, пигменты, амидазы, цистеиновые протеиназы, *Triticum aestivum* L.

Действие низких температур вызывает в клетках и тканях растений широкий спектр структурных и функциональных изменений, значительная часть которых носит защитно-приспособительный характер (Силаева, 1978; Туманов, 1979; Levitt, 1980; Дроздов и др., 1984; Титов, 1989; Кузнецов, 1992; Мирославов, 1994; Kratsch, Wise, 2000; Климов, 2003; Колесниченко, Войников, 2003; Трунова, 2007). Эти изменения сравнительно хорошо изучены, но в большинстве своем характеризуют завершающий этап процесса холодовой адаптации. Начальный период исследован гораздо в меньшей степени, хотя именно в первые часы (сутки) под действием холода в клетках и тканях растений происходят весьма важные события, во многом предопределяющие последующий ход процесса адаптации (Титов и др., 2006). Учитывая это, в задачу настоящего исследования входило изучение динамики холодоустойчивости, ультраструктуры клеток листа, содержания фотосинтетических пигментов и активности протеиназ на начальном этапе холодового закаливания проростков пшеницы.

Материалы и методика

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) морозостойкого сорта Московская 39, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе Кнопа в камере искусственного климата при температуре воздуха 25 °C, его относительной влажности 60—70 %, освещенности около 10 клк и фотопериоде 14 ч. По достижению недельного возраста проростки в течение 4 сут подвергали действию закаливающей температуры 4 °C при тех же условиях освещения и влажности. Контрольные растения оставались при температуре 25 °C.

О холодоустойчивости проростков судили по температуре, вызывающей гибель 50 % палисадных клеток паренхимы листовых высечек ($ЛТ_{50}$) после их 5-минутного промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике (Балагурова и др., 1982).

Для трансмиссионной электронной микроскопии делали высечки из средней части первого листа и фиксировали их по общепринятой методике: в 3%-м растворе глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2) при температуре 4 °C с постфиксацией в 2%-м растворе OsO_4. После стандартной процедуры обезвоживания в серии спиртов и ацетона материал заливали в смесь эпоксидных смол. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме Ultracut (Reihert, Австрия), контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца 10 мин, просматривали и фотографировали при увеличении 1000—25 000 на электронном микроскопе Hitachi 600 (Hitachi, Япония) в лаборатории анатомии и морфологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (г. С.-Петербург). Морфометрический анализ ультраструктуры проводился на клетках первого субэпидермального слоя мезофилла по стандартным методикам. Площади срезов органелл измеряли палеткой, протяженность мембран тилакоидов — курвиметром. Парциальный объем структурных элементов хлоропласта определяли методом сеток случайного шага (Силаева, Силаев, 1979). Коэффициент гранальности рассчитывали как отношение протяженности контактирующих в гранах мембран к неконтактирующим (наружные мембраны тилакоидов гран и мембраны тилакоидов стромы). Количество элементов на единицу площади среза клетки рассчитывали как отношение числа элементов на срезе к его площади. Количество проведенных измерений 15—50.

Содержание хлорофиллов и каротиноидов анализировали спектрофотометрически в спиртовой вытяжке (Гавриленко, Жигалова, 2003). Расчет доли хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) и фотосистемах производили по известным формулам (Lichtenthaler, 1987; Maslova, Popova, 1993).

Для проведения биохимического анализа листья разрезали, измельчали с добавлением воды. Полученный гомогенат отжимали и центрифугировали при 6000 g. Содержащиеся в супернатанте белки осаждали сульфатом аммония при 80%-м насыщении. Полученный осадок отделяли центрифугированием при 12 000 g в течение 30 мин. Далее определяли концентрацию белка в растворах (Bradford, 1976). Калибровочную кривую составляли по концентрации бычьего сывороточного альбумина.

Для определения амидазной активности (Erlanger et al., 1961) использовали синтетический субстрат — БАПА (N_α-бензоил-DL-аргинин-4-нитроанилида гидрохлорид). В кювету вносили 0.1 М фосфатный буфер (pH 8.0), увеличивающий объем раствора фермента, и 0.1 мл БАПА. Общий объем смеси составлял 2.5 мл. Смесь выдерживали при температуре 37 °C в течение 30 мин. Затем в кювету для остановки реакции добавляли 0.3 мл 30%-й уксусной кислоты и регистрировали оптическую плотность при длине волны 410 нм на спектрофотометре СФ-2000. За единицу амидазной активности принимали то количество фермента, которое при описанных условиях гидролизовало за 1 мин 1нМ субстрата.

Активность цистеиновых протеиназ определяли по модифицированному методу Кунитца (Sgarbieri et al., 1964). В кювету с раствором фермента и активирующих добавок, содержащим этилендиаминтетрауксусную кислоту (ЭДТА) и L-цистеин гидрохлорид, вносили 1 мл 2%-го казеина в 0.2 М фосфатном буфере (pH 7.6), предварительно выдержанном при 37 °C 5 мин. Смесь выдерживали при температуре 37 °C, а затем для остановки реакции вносили 3 мл 5%-й трихлоруксусной кислоты (ТХУ) и регистрировали оптическую плотность при 280 нм на спектрофотометре СФ-2000. За единицу протеолитической активности принимали то количество фермента, которое в условиях определения активности приводит к увеличению оптической плотности на 0.1 при 280 нм в течение 1 мин гидролиза.

В таблицах и на графиках приведены средние арифметические значения из 2—3 независимых опытов, проведенных в 5—10-кратной биологической повторности, и их стандартные ошибки. В статье обсуждаются величины, достоверные при $P \leq 0.05$.

Результаты и обсуждение

Холодоустойчивость. Исследования показали, что уже спустя 1 ч после начала закаливания происходит небольшое достоверное повышение устойчивости клеток листьев пшеницы, а к концу четвертых суток она достигает максимального уровня, сохраняясь в дальнейшем неизменной (рис. 1).

Ультраструктура. Структура клеток мезофилла у проростков пшеницы контрольного варианта была вполне типичной: в пристенном слое цитоплазмы клеток располагались хорошо развитые хлоропласты и митохондрии, а довольно крупные пероксисомы с плотным зернистым матриксом встречались реже (см. таблицу-вклейку, *1*; табл. 1).

Первые ультраструктурные изменения в клетках мезофилла под влиянием закаливающей температуры (4 °C) наблюдались уже через 1 ч охлаждения (см. таблицу-вклейку, *2*). В этот момент обнаружено некоторое уплотнение стромы хло-

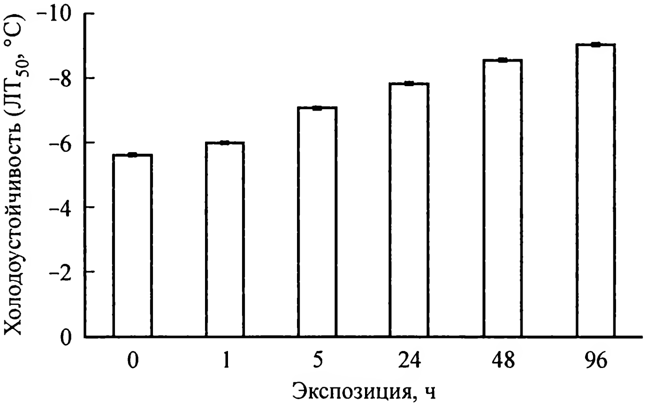


Рис. 1. Влияние холодового закаливания (4 °C) на устойчивость проростков пшеницы с. Московская 39.

ТАБЛИЦА 1

Влияние пониженной температуры на размеры и количество органелл в клетках мезофилла у проростков пшеницы

Показатели	Экспозиция, ч		
	при 25 °C		
	0	24	96
Площадь среза хлоропласта, мкм^2	8.41 ± 0.46	9.51 ± 0.52	10.97 ± 0.32
Площадь среза митохондрии, мкм^2	0.44 ± 0.03	0.38 ± 0.02	0.39 ± 0.05
Площадь среза пероксисомы, мкм^2	0.55 ± 0.06	0.57 ± 0.08	0.54 ± 0.07
Число хлоропластов на срезе клетки, шт.	9 ± 0.5	9 ± 0.6	9 ± 0.4
Число митохондрий на срезе клетки, шт.	7 ± 0.6	8 ± 0.6	7 ± 0.5
Число пероксисом на срезе клетки, шт.	2 ± 0.2	2 ± 0.3	3 ± 0.3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Показатели	Экспозиция, ч			
	при 4 °C			
	1	5	24	96
Площадь среза хлоропласта, мкм^2	9.05 ± 0.56	9.03 ± 0.59	13.29 ± 0.50	12.89 ± 0.38
Площадь среза митохондрии, мкм^2	0.32 ± 0.05	0.49 ± 0.04	0.43 ± 0.03	0.43 ± 0.03
Площадь среза пероксисомы, мкм^2	0.51 ± 0.08	0.55 ± 0.06	0.73 ± 0.07	0.72 ± 0.06
Число хлоропластов на срезе клетки, шт.	9 ± 0.4	10 ± 0.5	10 ± 0.5	10 ± 0.5
Число митохондрий на срезе клетки, шт.	7 ± 0.8	9 ± 0.6	10 ± 0.6	10 ± 0.4
Число пероксисом на срезе клетки, шт.	1 ± 0.6	2 ± 0.3	3 ± 0.6	3 ± 0.8

ропластов и митохондрий, появление инвагинаций и выростов у хлоропластов, а также увеличение парциального объема их стромы (рис. 2, *А*, *Б*). Площади органелл не изменились (табл. 1). Кроме того, в ультраструктуре хлоропластов выявлены изменения, отражающие перестройку тилакоидной системы: увеличение доли

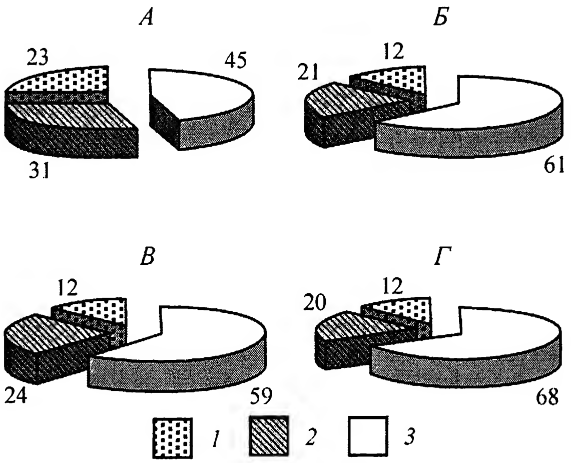


Рис. 2. Влияние пониженной температуры на парциальные объемы (%) структурных элементов хлоропластов в клетках мезофилла у проростков пшеницы с. Московская 39.

А — контроль, *Б*—*Г* — закаливание при 4 °C: *Б* — в течение 1 ч; *В* — 24 ч; *Г* — 96 ч. Парциальный объем: *1* — межгранных тилакоидов, *2* — гран, *3* — стромы.

ТАБЛИЦА 2

Влияние пониженной температуры на распределение гран по числу тилакоидов в хлоропластах клеток мезофилла у проростков пшеницы, %

Число тилакоидов в гране, шт.	Экспозиция, ч						
	при 25 °C			при 4 °C			
	0	24	96	1	5	24	96
2—3	11	15	9	21	21	27	30
4—6	43	32	30	39	44	42	42
7—10	34	34	46	27	30	21	14
11—16	11	17	14	12	4	9	13
17 и более	1	2	1	1	1	1	1

гран с малым (2—3) количеством тилакоидов и уменьшение доли крупных гран (табл. 2), хотя общее число гран на единицу площади пластид существенно не изменялось (табл. 3). Об уменьшении размеров гран свидетельствовало снижение среднего числа тилакоидов в гране и укорочение длинной оси гран (табл. 3). Через 5 ч холодового закаливания структура хлоропластов была примерно такой же (табл. 2, 3).

Спустя 24 ч от начала закаливания в клетках мезофилла листа отмечено увеличение размеров пероксисом и хлоропластов, а также количества митохондрий и пероксисом (табл. 1). При этом продолжилась перестройка тилакоидной системы хлоропластов в сторону увеличения доли мелких гран, которая почти в 2 раза превышала контрольные значения (см. таблицу-вклейку, *3*; табл. 2). Парциальный объем стромы в хлоропластах также был увеличен по сравнению с контролем (рис. 2, *В*). В клетках растений, закаливаемых в течение 96 ч, обнаружено снижение не только размеров гран хлоропластов, но и их количества, а также коэффициента гранальности по сравнению с контрольными растениями того же возраста (табл. 3), а также значительное увеличение объема стромы (рис. 2, *Г*). Для хлоропластов было характерно наличие выростов и инвагинаций (см. таблицу-вклейку, *4*). Отметим, что в структуре митохондрий у растений, подвергнутых действию низкой температуры, не наблюдалось существенных отличий по сравнению с контролем, но сами митохондрии, как и пероксисомы, группировались по 4—5 штук около хлоропластов.

Содержание фотосинтетических пигментов. Динамика общего содержания хлорофиллов ($a + b$) и содержания хлорофиллов в светособирающем комплек-

ТАБЛИЦА 3

Влияние пониженной температуры на тилакоидную систему хлоропластов в клетках мезофилла у проростков пшеницы

Показатели	Экспозиция, ч		
	при 25 °C		
	0	24	96
Число тилакоидов в гране, шт.	7 ± 0.2	8 ± 0.3	8 ± 0.4
Число гран на 10 мкм^2 среза хлоропласта, шт.	27 ± 3	30 ± 2	27 ± 2
Длина граны, мкм	0.36 ± 0.01	0.38 ± 0.01	0.39 ± 0.01
Высота граны, мкм	0.13 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.13 ± 0.01
Коэффициент гранальности	1.3	1.3	1.3

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Показатели	Экспозиция, ч			
	при 4 °C			
	1	5	24	96
Число тилакоидов в гране, шт.	6 ± 0.4	6 ± 0.1	6 ± 0.3	6 ± 0.3
Число гран на 10 мкм^2 среза хлоропласта, шт.	29 ± 2	25 ± 2	28 ± 2	21 ± 2
Длина граны, мкм	0.32 ± 0.01	0.32 ± 0.01	0.33 ± 0.01	0.32 ± 0.01
Высота граны, мкм	0.13 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.10 ± 0.01
Коэффициент гранальности	1.4	1.2	1.1	1.0

се (ССК) имела сходный характер. Так, в течение первых 24 ч закаливания эти показатели снижались, а затем (при достижении максимальной устойчивости) постепенно увеличивались (рис. 3, *А*, *Б*). Содержание хлорофиллов в фотосистемах (ФС) (I + II) уменьшалось через 48 ч от начала закаливания, после чего одновременно с достижением максимальной холодоустойчивости оно возрастало и оставалось на достигнутом уровне до конца эксперимента (рис. 3, *В*). У растений контрольного варианта не обнаружено существенных изменений в содержании хлорофиллов

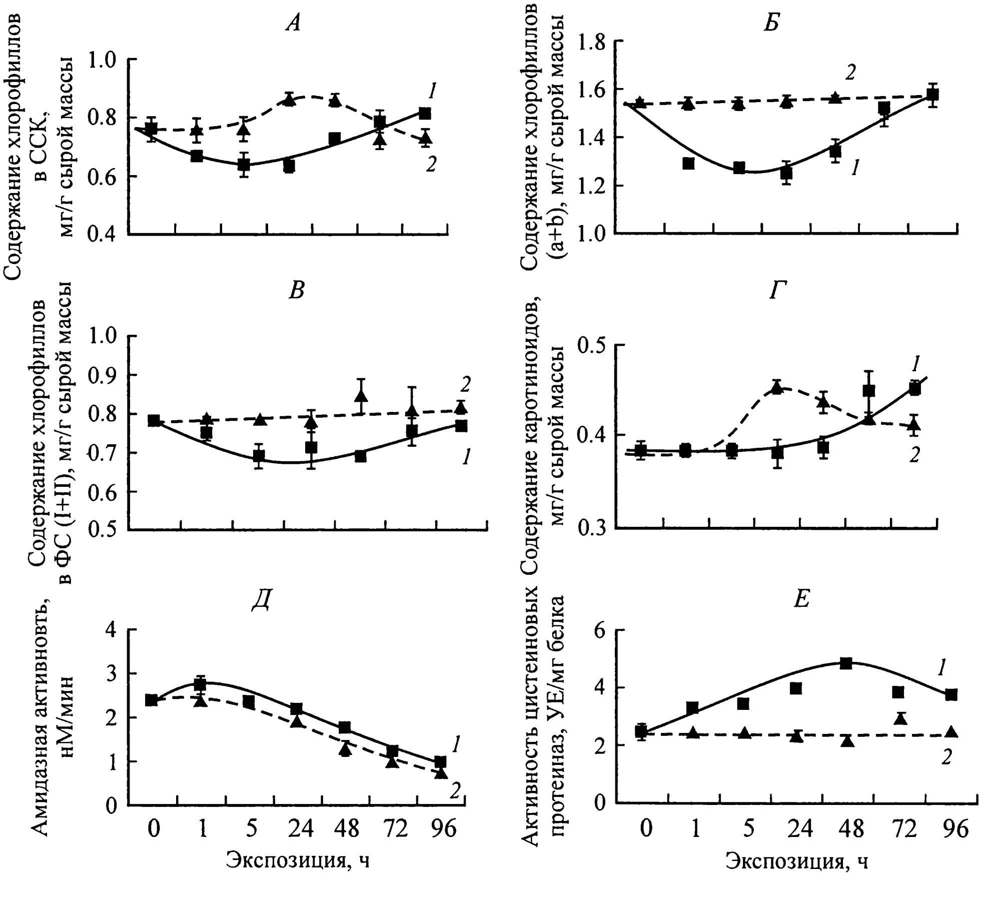


Рис. 3. Содержание пигментов и активность протеолитических ферментов в листьях проростков пшеницы с. Московская 39 при 4 °С (*1*) и 25 °С (*2*).

(рис. 3, *А—В*). Интересно, что содержание каротиноидов в течение первых 2 сут действия температуры 4 °С не менялось, а в дальнейшем под влиянием холода оно увеличивалось, превышая контрольные значения (рис. 3, *Г*).

Активность амидаз и цистеиновых протеиназ. Часовое воздействие температуры 4 °С вызывало некоторое повышение амидазной активности, которое затем сменялось ее снижением (рис. 3, *Д*). В дальнейшем динамика активности амидаз у закаливаемых и контрольных растений была сходной, однако под влиянием холода отмечены более высокие ее значения. Активность цистеиновых протеиназ в начальный период охлаждения также увеличивалась, достигая своего максимума на вторые сутки закаливания (рис. 3, *Е*). Последующее воздействие холода вызывало снижение активности этого фермента, которая все же оставалась выше контрольной.

Полученные результаты показывают, что уже в первые часы закаливания на фоне роста холодоустойчивости растений в клетках их листьев наблюдается комплекс адаптивных изменений в ультраструктуре хлоропластов, содержании пигментов и активности протеиназ. В литературе наиболее подробно описан завершающий этап холодового закаливания (Huner et al., 1984; Климов и др., 1994; Трунова, 2007). Известно, что кратковременное (часы) охлаждение растений может вызывать увеличение плотности цитоплазмы (Силаева, 1978; Yun et al., 1996), изменение объема вакуоли (Ilker et al., 1976; Трунова, 2007), усиление везикуляции мембран (Murphy, Wilson, 1981; Ristic, Ashworth, 1993), появление инвагинаций плазмалеммы (Niki, Sakai, 1981; Stefanovska et al., 2002) и так называемого периферического ретикулума в хлоропластах (Wise et al., 1983; Morre et al., 1991), но сведения об ультраструктурных изменениях отдельных органелл (хлоропластов, митохондрий, пероксисом) в начальный период действия низких температур практически отсутствуют. Весьма ограничены также данные об изменениях в содержании фотосинтетических пигментов на начальном этапе охлаждения растений. Длительные же экспозиции (несколько дней) приводят или к уменьшению в содержании пигментов (Venema et al., 1999; Lidon et al., 2001), или вызывают недостоверные изменения (Strand et al., 1999, 2003), что еще раз подтверждает необходимость изучения именно первых часов холодового закаливания.

В наших опытах выявлен целый комплекс ультраструктурных изменений, происходящих в первые часы холодового закаливая и имеющих адаптивное значение. К ним относится увеличение размеров пероксисом, которое, вероятно, свидетельствует об усилении интенсивности фотодыхания (Игамбердиев, 1992), а также увеличение размеров хлоропластов за счет объема стромы. С одной стороны, это может быть обусловлено ингибированием транспорта ассимилятов из хлоропласта в цитоплазму (Kratsch, Wise, 2000) и торможением флоэмного транспорта в целом при охлаждении (Mitchell, Madore, 1992; Gamaley et al., 1994). С другой стороны, увеличение объема стромы хлоропластов под влиянием холода считается адаптивным, поскольку именно в строме локализуются многие стрессовые белки (Guy, 1990), ферменты цикла Кальвина, а также ферменты, расщепляющие крахмал до моносахаров (Kratsch, Wise, 2000), и сами моносахара, выступающие в роли криопротекторов (Трунова, 2007). Косвенно об усилении белкового синтеза в органеллах свидетельствует уплотнение стромы хлоропластов и матрикса митохондрий, обусловленное, в частности, увеличением в них количества рибосом. Отметим также, что хлоропласты закаленных растений имели многочисленные выросты и инвагинации, которые, по мнению некоторых авторов (Мирославов, Буболо, 1980; Буболо и др., 1988), увеличивая поверхность пластид, облегчают обмен метаболитами с цитоплазмой.

Интересно также отметить, что в первые часы охлаждения в клетках закаливаемых растений наблюдается заметное увеличение количества митохондрий, в то время как их размеры остаются неизменными. Учитывая тот факт, что одним из способов адаптации организмов к пониженным температурам является увеличение содержания ферментов в клетке (Александров, 1985), логично предполагать, что большее количество митохондрий у закаливаемых растений обеспечивает повышение их дыхательной способности (Мирославов и др., 1984; Кислюк и др., 1995). Подобное увеличение количества органелл на холоде описано в ряде работ (Силаева, 1978; Балагурова и др., 1980; Буболо и др., 1988) и рассматривается как один из путей адаптации растений к пониженной температуре (Мирославов и др., 1984).

Кроме того, уже через 1 ч от начала закаливания нами обнаружена перестройка тилакоидной системы хлоропластов (увеличение доли мелких гран), сопровождающаяся в дальнейшем уменьшением коэффициента гранальности. Данный коэффициент отражает отношение гранальных мембран, содержащих фотосистему II, к мембранам тилакоидов стромы. Подобная перестройка тилакоидной системы является адаптивной реакцией, существенно снижающей возможность фотоингибирования и повреждения фотосинтетического аппарата (Anderson, Andersson, 1988).

Как известно, именно на мембранах тилакоидов локализованы фотосинтетические пигменты, объединенные с белками в «светособирающие антенны» (Мокроносов и др., 2006). Существенное уменьшение содержания зеленых пигментов, обнаруженное нами уже через 1 ч закаливания, может быть связано именно с перестройкой тилакоидной системы хлоропластов, которая начинается в этот момент. Вероятно, определенную роль здесь играют протеиназы хлоропластов, которые могут воздействовать на мембранные белки, а также белки, непосредственно входящие в состав пигмент-белковых комплексов (Yang et al., 2000; Nair, Ramaswamy, 2004; Мокроносов и др., 2006).

Нами установлено, что повышение активности амидаз и цистеиновых протеиназ в клетках листа пшеницы происходит уже в первые часы действия закаливающей температуры. Обнаруженное увеличение активности протеиназ предшествует росту холодоустойчивости, и данный факт соответствует представлениям о том, что в неблагоприятных условиях происходит усиление протеолитических процессов (Тарчевский, 2001). Вероятно, контролируя концентрацию белков и пептидов, протеолитические ферменты участвуют в модификации и устранении биополимеров, уже невыполняющих (или выполняющих не в полной мере) необходимые функции, а также обеспечивают клетку мономерными субстратами для синтеза стрессовых (шоковых) белков, которые, как показано многими авторами (Титов, 1989; Кузнецов, 1992; Войников и др., 2004; Титов и др., 2006; Трунова, 2007), участвуют в формировании повышенной холодоустойчивости клеток.

Подчеркнем, что к моменту достижения максимальной устойчивости (96 ч закаливания) хлоропласты клеток мезофилла имеют крупные размеры и тилакоидную систему «светового типа», что характерно для растений, адаптированных к пониженным температурам (O'Neil et al., 1981; Huner et al., 1984; Климов и др., 1994; Мирославов и др., 1996; Мирославов, 1994; Дымова, Головко, 2001; Kratsch, Wise, 2000; Дерябин и др., 2007). В этот же момент наблюдается постепенное снижение активности протеиназ, сопровождающееся увеличением количества хлорофиллов и каротиноидов. Вероятно, при достижении максимального уровня холодоустойчивости стабилизируется структура пигмент-белковых комплексов. Нужно отметить также, что содержание пигментов в ССК через 96 ч закаливания превышает контрольные значения, что считается адаптивной реакцией фотосинтетического аппарата растений в условиях пониженных температур (Maslova, Popova, 1993). Важно, что в этот момент увеличивается и содержание каротиноидов, поскольку известно, что, являясь фотохимически малоактивными соединениями, каротиноиды способны задерживать развитие фотодеструктивных процессов (Haldimann, 1996; Маслова и др., 1996).

В целом полученные нами данные позволяют заключить, что адаптация растений пшеницы к холоду включает в себя целый комплекс структурных и функциональных изменений, происходящих уже в первые часы низкотемпературного воздействия. Причем по мере роста холодоустойчивости в процессе закаливания у растений постепенно формируется качественно новая структурно-функциональная организация клеток, позволяющая им в дальнейшем переносить без губительных последствий действие низких температур.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49107а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Я. Реактивность клеток и белки. Л., 1985. 318 с.

Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Тихова М. А., Сулимова Г. М. Влияние низких положительных и отрицательных температур на ультраструктуру клеток листьев картофеля // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1156—1161.

Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск, 1982. 6 с.

Буболо Л. С., Палеева Т. В., Кислюк И. М. Влияние температры выращивания и кратковременной температурной акклимации на ультраструктуру клеток, фотосинтез и дыхание листьев *Tradescantia albiflora (Commelinaceae)* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 45—54.

Войников В. К., Боровский Г. Б., Колесниченко А. В., Рихванов Е. Г. Стрессовые белки растений. Иркутск, 2004. 129 с.

Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Большой практикум по фотосинтезу. М., 2003. 241 с.

Дерябин А. Н., Синькевич М. С., Климов С. В. и др. Особенности CO_2-газообмена и структурной организации хлоропластов растений картофеля, трансформированных геном дрожжевой инвертазы, в условиях гипотермии // Физиол. раст. 2007. Т. 54. № 4. С. 511—516.

Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л., 1984. 167 с.

Дымова О. В., Головко Т. К. Структурно-функциональные свойства фотосинтетического аппарата *Ajuga reptans* в холодном климате // Физиол. раст. 2001. Т. 48. № 3. С. 406—413.

Игамбердиев А. У. Роль фотодыхательных пероксисом в интеграции метаболизма фотосинтезирующей растительной клетки // Физиол. раст. 1992. Т. 39. Вып. 4. С. 836—843.

Кислюк И. М., Мирославов Е. А., Палеева Т. В. Стимуляция дыхания листьев пшеницы и пролиферация митохондрий в их клетках под влиянием охлаждения // Физиол. раст. 1995. Т. 42. № 4. С. 603—606.

Климов С. В. Холодовое закаливание растений — результат поддержания повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 1. С. 57—62.

Климов С. В., Астахова Н. В., Трунова Т. И. Сопряженные изменения морозостойкости, фотосинтеза и дыхания, ультраструктуры клеток и хлоропластов у озимой пшеницы и ржи при холодовом закаливании // Докл. РАН. 1994. Т. 337. № 2. С. 276—279.

Колесниченко А. В., Войников В. К. Белки низкотемпературного стресса у растений. Иркутск, 2003. 196 с.

Кузнецов Вл. В. Индуцибельные системы и их роль при адаптации растений к стрессорным факторам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1992. 74 с.

Маслова Т. Г., Попова И. А., Корнюшенко Г. А., Королева О. Я. Развитие представлений о функциях виолоксантилового цикла в фотосинтезе // Физиол. раст. 1996. Т. 43. № 3. С. 437—439.

Мирославов Е. А. Структурная адаптация растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 20—26.

Мирославов Е. А., Буболо Л. С. Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 11. С. 1523—1529.

Мирославов Е. А., Кислюк И. М., Шухтина Г. Г. Ультраструктура клеток, дыхание и фотосинтез листьев озимой пшеницы, выращенной в контролируемых условиях при разной температуре // Цитология. 1984. Т. 26. № 6. С. 672—677.

Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Буболо Л. С. Структура хлоропластов северных растений в связи с адаптацией фотосинтетического аппарата к условиям Арктики // Физиол. раст. 1996. Т. 43. № 3. С. 374—379.

Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М., 2006. 446 с.

Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев, 1978. 203 с.

Силаева А. М., Силаев А. В. Методы количественно анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // Физ. и биохим. культ. растений. 1979. Т. 11. № 6. С. 547—562.

Тарчевский И. А. Регуляторная роль деградации биополимеров и липидов // Физиол. раст. 1996. Т. 39. № 6. С. 1215—1223.

Титов А. Ф. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: закономерности варьирования и механизмы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1989. 42 с.

Титов А. Ф., Акимова Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М., 2006. 143 с.

Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. М., 2007. (Тимирязевские чтения). Т. 64. 54 с.

Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М., 1979. 350 с.

Anderson J. M., Andersson B. The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion // TIBS. 1988. Vol. 13. N 9. P. 351—355.

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. Vol. 72. P. 248—254.

Erlanger D. F., Kokowsky N., Cohen W. Proteinases activity in biological substrats // Arch. Biochem. Biophys. 1961. Vol. 95. N 2. P. 271—278.

Gamaley Y. V., van Bel A. J. E., Pakhomova M. V., Sjutkina V. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and of starch accumulation in leaves with the symplastic minor-vein configuration // Planta. 1994. Vol. 194. P. 443—453.

Guy C. L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: Role of protein metabolism // Annu. Rev. Plant Physiol. and Mol. Biol. 1990. Vol. 84. N 3. P. 872—878.

Haldimann P. Effects of changes in grow temperature on photosynthesis and carotenoids composition in *Zea mays* leaves // Physiol. Plant. 1996. Vol. 97. P. 554—562.

Huner N. P. A., Elfman B., Krol M., McIntosh A. Growth and development at cold-hardening temperatures. Chloroplast ultrastructure, pigment content, and composition // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 1. P. 53—60.

Ilker R., Waring A. J., Lyons J. M., Breidenbach R. W. The cytological responses of tomatoseedling cotyledons to chilling and influence of membrane modifications upon these responses // Protoplasma. 1976. Vol. 90. N. 3—4. P. 229—252.

Kratsch H. A., Wise R. R. The ultrastructure of chilling stress // Plant, cell and environment. 2000. Vol. 23. N 4. P. 337—350.

Levitt J. Responses of plants to environmental stress. Vol. 1. Chilling, freezing and high temperature stress. New York, 1980. 497 p.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids — pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350—382.

Lidon F. C., Ribeiro G., Santana H. et al. Photoinhibition in chilling stressed *Leguminosae*: comparison of *Vicia faba* and *Pisum sativum* // Photosynthetica. 2001. Vol. 39. N 1. P. 17—22.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 1. P. 195—203.

Mitchell D. E., Madore M. A. Patterns of assimilates production and translocation in muskmelon (*Cucumis melo* L.). II. Low temperature effects // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. P. 966—971.

Morre D. J., Sellden G., Sundqvist C., Sandelius A. S. Stromal low temperature compartment derived from the inner membrane of the chloroplast envelope // Plant Physiol. 1991. Vol. 97. P. 1558—1564.

Murphy C., Wilson J. M. Ultrastructural features of chilling-injury in *Episcia reptans* // Plant, cell and environment. 1981. Vol. 4. N 3. P. 261—265.

Nair J. S., Ramaswamy N. K. Chloroplast proteases // Biol. Plant. 2004. Vol. 48. N 3. P. 321—326.

Niki T., Sakai A. Ultrastructural changes related to frost hardiness in the cortical parenchyma cells from Mulberry twigs // Plant and Cell Physiol. 1981. Vol. 22. N 2. P. 171—183.

O'Neil S. D., Priestley D. A., Chabot B. F. Temperature and aging effects on leaf membranes of a cold hardy perennial, *Fragaria virginiata* // Plant Physiol. 1981. Vol. 68. N 7. P. 1409—1415.

Ristic Z., Ashworth E. N. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* L. (Heyn) cv Columbia during rapid cold acclimation // Protoplasma. 1993. Vol. 172. P. 111—123.

Sgarbieri V. C., Gupte S. M., Kramer D. E., Whitaker J. R. Ficus enzymes. I. Separation of the proteolytic enzymes of *Ficus carica* and *Ficus glabrata* lattices // J. Biol. Chem. 1964. Vol. 238. P. 2170—2177.

Stefanowska M., Kuras M., Kacperska A. Low-temperature induced modifications in cell ultrastructure and localization of phenolics in winter oilseed rape (*Brassica napus* L. var. *oleifera* L.) leaves // Ann. Bot. 2002. Vol. 90. P. 637—645.

Strand A., Hurry V., Hences S. et al. Acclimation of *Arabidopsis* leaves developing at low temperature. Increasing cytoplasm volume accompanies increased activities of enzymes in the Calvin Cycle and in the sucrose-biosyntheses pathway // Plant Physiol. 1999. Vol. 119. P. 1387—1397.

Strand A., Fouer C. H., Gustafsson P. et al. Altering flux through the sucrose biosynthesis pathway in transgenic *Arabidopsis thaliana* modifies photosynthetic acclimation at low temperatures and the development of freezing tolerance // Plant, cell and environment. 2003. Vol. 26. P. 523—535.

Venema J. H., Posthumus F., de Vries M., van Hasselt P. R. Differential response of domestic and wild *Lycopersicon* species to chilling under low light: growth, carbohydrate content, photosynthesis and the xanthophylls cycle // Physiol. Plant. 1999. Vol. 105. N 1. P. 81.

Wise R. R., McWilliam J. R., Naylor A. W. A comparative study of low-temperature-induced ultrastructural alterations of three species with differing chilling sensitivities // Plant, cell and environment. 1983. Vol. 6. N 7. P. 525—535.

Yang D.-H., Paulsen H., Andersson B. The N-terminal domain of the light-harvest chlorophyll a/b-binding protein complex (LHCII) is essential for its acclimative proteolysis // FEBS Lett. 2000. Vol. 466. P. 385—388.

Yun J. G., Hayashy T., Yazawa S. et al. Acute morphological changes of palisade cells of *Saintpaulia* leaves induced by a rapid temperature drop // J. Plant Res. 1996. Vol. 109. N 3. P. 339—342.

SUMMARY

The dynamic of cold tolerance, ultrastructure of mesophyll cells, contents of photosynthetic pigments, as well as activity of amidase and cysteine proteinases were studied at the initial period of cold (4 °C) acclimation on wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. It was shown that first changes in structural and functional organization were observed as early as at the first hours of cold treatment. Their role as a part of adaptive changes, which allow them to survive in chilling without damages, is discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 634.0.416.1 : 582.475.4

© С. Н. Горошкевич

СТРУКТУРА КРОНЫ И РАЗНООБРАЗИЕ ПОБЕГОВ У МОЛОДЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ ДЕРЕВЬЕВ *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*)

S. N. GOROSHKEVICH. CROWN STRUCTURE AND SHOOT DIVERSITY IN *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*) YOUNG GENERATIVE TREES

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055 Томск, пр. Академический, 10/3
Факс (3822)49-19-50
E-mail: gorosh@imces.ru

Поступила 27.02.2007
Окончательный вариант получен 26.11.2007

Изучены факторы разнообразия побегов в кроне кедра сибирского (*Pinus sibirica*): порядок ветвления и собственный возраст ветви. С увеличением порядка ветвления уровень роста снижается не линейно, а гиперболически: чем выше порядок, тем меньше различия между ним и предшествующим порядком. На протяжении развития крупных ветвей уровень вегетативного роста снижается сильно, у средних — умеренно, у мелких остается практически неизменным, а у очень мелких несколько повышается. В верхней части кроны терминальные почки относительно слабо доминируют над латеральными, но в ходе развития возникших из них многолетних ветвей апикальное доминирование постоянно возрастает. В нижней части кроны, напротив, доминирование одних почек над другими выражено очень сильно, но развивающиеся из них ветви достаточно быстро выравниваются по скорости роста. Два компонента разнообразия побегов (собственный возраст ветвей и порядок ветвления) и две группы факторов (внешние, в основном, освещенность, и внутренние, в основном «корнеобеспеченность») согласованно (усиливая действие друг друга) влияют на изменчивость размера побегов.

Ключевые слова: структура кроны, порядок ветвления, собственный возраст ветвей, апикальное доминирование, *Pinus sibirica*.

Крона дерева представляет собой морфологически и физиологически целостную систему. Целостность предполагает структурную и функциональную дифференциацию побегов, а также наличие интеграционных механизмов, обеспечивающих гармоничное развитие кроны и всего растения. Каждый из ее элементов и крона в целом имеют «векторную» организацию всех морфофизиологических процессов, которая выражается в наличии градиентов структурных и функциональных признаков вдоль осей от их проксимального полюса к дистальному. Целостность кроны выражается также в корреляциях роста и развития побегов, т.е. в их согласованном взаимодействии и взаимозависимости. Наиболее значимым для формирования кроны проявлением морфогенетических корреляций является апикальное доминирование, т.е. превосходство терминального побега над латеральными, которое обеспечивает иерархическое соподчинение осей различных порядков в системе ветвления.

Характер поляризации морфофизиологических процессов в системе ветвления и уровень апикального доминирования определяют жизненную форму растения. Жизненная форма дерева формируется при высоком уровне апикального доминирования и ярко выраженном акропетальном градиенте вегетативного роста (Серебряков, 1962, и др.). Вместе с тем, как уровень апикального доминирования, так и ростовые градиенты подвержены весьма значительным изменениям в онтогенезе дерева: с возрастом доминирование ослабевает до полного исчезновения, а акропетальный градиент роста может сменяться базипетальным (Busgen, Munch, 1929; Шитт, 1952, и др.). Собственно говоря, дерево как таковое, т. е. многолетнее древесное растение с единственным четко выраженным стволом, формируется в основном на вегетативном этапе онтогенеза. В дальнейшем сложившаяся структура тела либо только поддерживается, либо сильно трансформируется (например, при порослевом возобновлении). В настоящей публикации будет рассмотрена структура кроны в период, когда наиболее характерные для дерева черты — высокий уровень апикального доминирования и однозначно акропетальный градиент вегетативного роста — выражены еще достаточно ярко, но и генеративные процессы уже в достаточной мере стабилизировались.

На всех уровнях организации кроны ее репродуктивная дифференциация целиком определяется состоянием вегетативных процессов, их изменениями в пространстве и во времени (Воробьев и др., 1989). Сначала рассмотрим вегетативную структуру кроны, затем определение пола (сексуализацию) побегов. Наконец, в заключение предметом анализа станет проявление пола или внутренняя неоднородность генеративных ярусов кроны, в том числе метамерная изменчивость собственно репродуктивных структур (микростробилов и шишек).

Вегетативная структура кроны растений сем. *Pinaceae* в относительно молодом возрасте изучена очень основательно (Kozlowski, 1971, и др.). Установлено, что размер побегов закономерно убывает по направлению от вершины к основанию кроны, от периферии кроны к стволу и от младших порядков ветвления к старшим. Кедр сибирский вполне типичен в этом отношении (Некрасова, 1972). Если функциональное назначение апикального доминирования и акропетального градиента вегетативного роста очевидно, то механизм их реализации до сих пор остается предметом дискуссии: обсуждаются значимость, соотношение и взаимосвязь трех основных компонентов регуляторной системы — гормонального, трофического и «гидравлического» (Минина, Третьякова, 1983; Kozlowski, Pallardy, 1997, и др.). Физиологические исследования в этой области активно продолжаются (см. обзор: Wilson, 2000). Например, прежние простые представления о полярном транспорте ауксина как главном элементе механизма апикального доминирования подвергаются теперь сомнению. Выделено 4 этапа морфогенеза побегов, на которых проявляется доминирование, причем, на каждом из них, как выяснилось, действуют свои физиологические механизмы, в частности, существует свой набор стимуляторов и ингибиторов из числа фитогормонов (Cline, Sadeski, 2002, и др.). Собственно морфоструктурные исследования кроны к настоящему времени не столь актуальны. По нашему мнению, их возможности далеко не исчерпаны, особенно если они сопровождаются физиологической и общебиологической интерпретацией.

Развитие ветви начинается с заложения почки в пазухе листа. На следующий год из пазушной почки вырастает латеральный побег и формируется его терминальная почка. Затем этот цикл (растяжение побега и заложение терминальной почки) ежегодно воспроизводится, в результате чего формируется ветвь — ряд последовательно расположенных годичных побегов. Все ветви, за исключением главной (ствола), возникают как дочерние (латеральные) в дистальной части материнской (терминальной) ветви. Последняя продолжает ежегодно нарастать. Дочерняя ветвь неуклонно удаляется от дистального полюса материнской ветви. У молодых деревьев терминальные ветви не только доминируют над боковыми, но и затеняют их по мере роста. Поэтому с увеличением собственного возраста ветвей размер побегов сильно снижается, что показано, в частности, на примере крупных осей первого порядка (Powell, 1977; Ilonen et al., 1979, и др.). Последние составляют ничтожную часть (доли процента) от общего числа ветвей, составляющих крону. О характере развития остальных ветвей (средних, мелких и очень мелких) почти ничего не известно. Апикальное доминирование как главный фактор формирования систем ветвления активно изучается физиологами. Однако его «распределение» в кроне и вообще пространственно-временна́я организация взаимоотношений между осями различных порядков ветвления и различного собственного возраста практически не изучены. Настоящая работа призвана отчасти восполнить этот пробел.

Материал и методика

Материал был собран в Смокотинском припоселковом кедровнике, который находится на юго-востоке Томской обл., южной части южной подзоны тайги. Кедровник расположен вблизи бывшего с. Смокотино в 28 км к югу от г. Томска на второй надпойменной террасе р. Ум. Высота над ур. м. 125 м. Тип леса разнотравный. Возраст деревьев *Pinus sibirica* Du Tour 70—80 лет. Это молодые генеративные деревья, вступившие в генеративную фазу онтогенеза 30—35 лет назад. Древостой одновозрастный, состав 7К2Е1П, класс бонитета III, полнота 0.7, средняя высота деревьев 18 м, диаметр ствола 39 см. Для сбора ветвей использовали 5 деревьев с постоянной пробной площади (Воробьев и др., 1989): средних по высоте и диаметру ствола, а также по числу и соотношению мужских и женских побегов.

На главном стволе этих деревьев было в среднем 40—45 мутовок с живыми ветвями. В каждой из мутовок подсчитывали число скелетных ветвей первого порядка. Идеальным вариантом было бы брать ветви для анализа в строго определенных мутовках, например в каждой, через одну или через две. Это оказалось невозможно, так как за последние 40—45 лет у деревьев было в среднем 4—5 случаев повреждения главного лидирующего побега с заменой его одним из боковых побегов. Поэтому некоторые мутовки были гипертрофированы, другие же, наоборот, отсутствовали. Крону делили на 15—20 вертикальных отрезков (по 2—3 мутовки), затем для анализа отбирали одну среднюю по размеру скелетную (1-го порядка) ветвь из каждого отрезка.

Развитие ветвей изучали ретроспективно на примере осей 1-го порядка ветвления. Ход линейного прироста восстанавливали по длине годичных побегов, т. е. по расстоянию между мутовками боковых ветвей. Для характеристики радиального роста измеряли ширину годичных колец ксилемы. На спиле, сделанном в основании ветви (в средней части ее первого годичного побега), измеряли ширину всех годичных колец (их число соответствовало возрасту ветви). На всех остальных спилах измеряли только ширину первого (от сердцевины) годичного кольца ксилемы. Соответственно каждый год жизни ветвей характеризовали два признака: 1) — ширина годичного кольца ксилемы в основании ветви и 2) — ширина кольца ксилемы 1-летнего побега. У средних и мелких ветвей старших порядков ветвления восстанавливали лишь ход линейного прироста.

Для анализа явлений апикального доминирования использовали все разнообразие ветвей по росту и положению в кроне. Терминальными считали побеги и ветви любого порядка, развившиеся из терминальной почки; латеральными — развившиеся из латеральной. Поэтому, например, оси 2-го порядка рассматривались как латеральные по отношению к осям 1-го порядка и терминальные по отношению к осям 3-го порядка. Взаимоотношения **однолетних** терминального и латеральных побегов исследовали на примере 5-летних систем ветвления различного ранга. Для этого на всех 5 годичных побегах терминальной ветви и на 1-м годичном побеге всех латеральных ветвей измеряли их длину, а также подсчитывали число латеральных ауксибластов и общее число метамеров (стерильные катафиллы + микростробилы + брахибласты + латентные почки + латеральные ауксибласты + шишки). В случае опадения боковых органов их число восстанавливали по следам на коре. Среднюю длину междоузлий годичного побега определяли делением его длины на число метамеров. Взаимоотношения **многолетних** терминальной и боковых ветвей исследовали на примере 10—15-летних систем ветвления. Восстанавливали лишь ход линейного прироста.

Каждый из вариантов сравнения на каждом из деревьев был представлен более чем 20 ветвями или их парами (терминальная и латеральная). При этом каждый из вариантов включал ветви близкого, но разного собственного возраста (как правило, в пределах 5 лет). Поэтому каждый из вариационных рядов, использованных для получения средних величин (точка на рисунке или число в таблице), включал значения признаков, относящиеся к 5 разным календарным годам. Этим нивелировалось (сглаживалось) влияние погодных условий конкретных лет на морфогенез и рост.

Данные по всем 5 деревьям были суммированы после того, как выяснилось, что между ними нет принципиальных различий в отношении изученных процессов и явлений. О различиях между вариантами сравнения судили по результатам дисперсионного анализа (метод линейных контрастов Шефе). Достоверными считались различия при $P = 0.95$.

Результаты исследования

Крупные ветви образуются из латеральной почки главного лидирующего побега (ствола). В начале жизни они располагались в привершинной части кроны и имели максимально высокую ростовую активность (рис. 1). Впрочем, в первые несколько лет рост даже несколько усиливался по сравнению с исходным уровнем. Пик приходился на возраст 2—4 года, после чего все изученные показатели роста неуклонно снижались. На всем протяжении нисходящей линии развития зависимость роста от собственного возраста ветвей имела криволинейный характер: в возрасте до 10—12 лет темп снижения ростовой активности был максимальным, затем снижение замедлялось и, наконец, к возрасту 25—27 лет почти прекращалось. 30-летние ветви находились в нижней части кроны, в непосредственной близости (1—2 мутовки) от зоны усыхания. Следовательно, гибели ветвей предшествовала некоторая стабилизация роста на минимальном уровне. 3 возрастных группы ветвей несколько различались по исходному уровню роста. Максимальным он был у ветвей из 20—25-й мутовок: очевидно, именно во время их образования деревья проходили онтогенетический пик прироста. Ход роста у ветвей всех трех возрастных групп был примерно одинаковым, видимо характерным для данного этапа онтогенеза. 3 использованных показателя роста относительно согласованно изменялись с изменением собственного возраста ветвей. Однако темпы их снижения существенно различались. Если сопоставить минимальное (на этапе предсмертной стабилизации) и максимальное (на пике прироста) значение рассматриваемых показателей, то окажется, что ширина кольца ксилемы 1-летнего побега снижалась в 9 раз, длина годичного побега — в 13 раз, а ширина годичного кольца ксилемы в основании ветви — в 26 раз.

Апикальное доминирование в системе ветвления однолетних побегов разного размера у молодых генеративных деревьев кедра сибирского

Признаки			Длина терминального годичного побега, см							
			20.3а	15.3б	10.8в	7.0г	4.0д	2.5е	1.5ж	0.9з
Число метамеров терминального побега, шт.			92.7а	76.7б	60.3в	42.5г	40.1г	33.7д	21.5е	10.1ж
Длина междоузлия терминального побега, мм			2.20а	2.00а	1.79аб	1.65б	1.00в	0.75г	0.70г	0.78г
Число терминальных побегов, имеющих латеральные побеги, %			100	100	100	85	41	20	9	3
Число латеральных побегов в тех случаях, когда они есть, шт.			8.0а	4.5б	2.7в	1.1г	1.0г	1.0г	1.0г	1.0г
Самый крупный из латеральных побегов	Длина	см	10.9а	5.8б	3.0в	1.7г	0.8д	0.36е	0.14ж	0.07з
		% от терминального	55	38	28	24	20	14	9	11
	Число метамеров	шт.	51.0а	30.7б	18.1в	11.5г	8.8г	5.7д	2.4е	1.0ж
		% от терминального	55	40	30	27	22	17	11	10
	Длина междоузлия	мм	2.13а	1.90а	1.66аб	1.47б	0.86в	0.63г	0.58г	0.65г
		% от терминального	97	95	93	89	86	84	83	83
Длина всех латеральных побегов		см	50.2а	15.7б	5.8в	1.9г	0.8д	0.36е	0.14ж	0.07з
		% от терминального	251	103	54	27	20	14	9	11

Примечание. Буквы при числах демонстрируют достоверность различий между средними значениями признаков в строках.

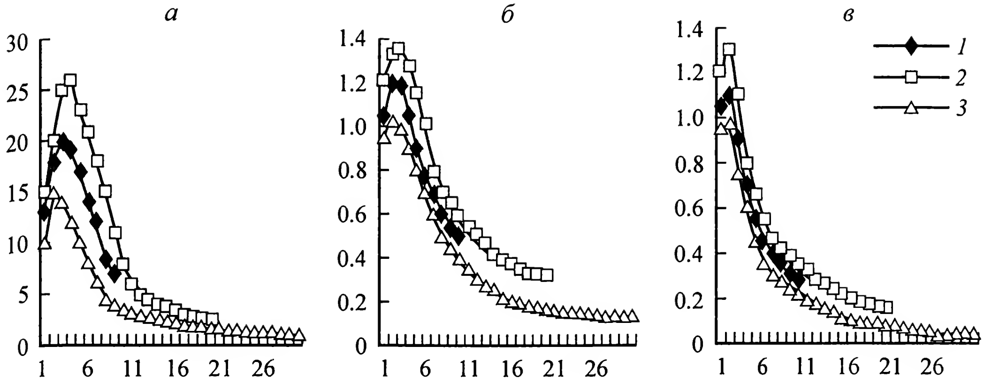


Рис. 1. Динамика роста крупных ветвей.

1 — ветви из 10—15-й мутовок, *2* — ветви из 20—25-й мутовок, *3* — ветви из 30—35-й мутовок. По оси абсцисс — собственный возраст ветви, лет. По оси ординат — длина годичного побега, см (*а*); ширина кольца ксилемы 1-летнего побега, мм (*б*); ширина годичного кольца ксилемы в основании ветви, мм (*в*).

Ветви, составляющие крону дерева, весьма разнообразны. Характер их развития зависит в основном от исходного размера той пазушной почки, из которой они формируются. Диапазон размера пазушных почек был очень широк: от 1 до 15 мм по длине и от 1—2 до 100 собственных пазушных структур. Таким же широким был диапазон длины первого годичного побега — от 0.5 до 35 см. Продолжительность жизни ветвей тесно связана с уровнем их роста в первые годы: ветви с длиной первого годичного побега 10—15 см живут обычно не менее 30 лет, а среди ветвей с длиной этого побега 0.5—1 см трудно найти даже 5—7-летние. Ход их роста также зависел от базового размера (рис. 2). У средних и мелких ветвей с увеличением собственного возраста длина годичного побега снижалась, а у самых мелких — несколько увеличивалась. Зависимость во всех случаях была криволинейной: длина годичного побега изменялась сначала быстро, а затем все более медленно, стремясь к стабилизации на минимальном (1—1.5 см) уровне. Чем ближе к этому минимальному уровню был исходный уровень роста, тем меньше были связанные с возрастом изменения длины побегов.

Уровень апикального доминирования в простых 1-летних системах ветвления определяется наличием и числом латеральных побегов, а также степенью превос-

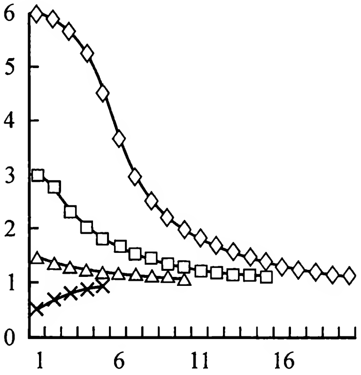


Рис. 2. Динамика роста ветвей с различной длиной первого годичного побега.

По оси абсцисс — собственный возраст ветви, лет; по оси ординат — длина годичного побега, см.

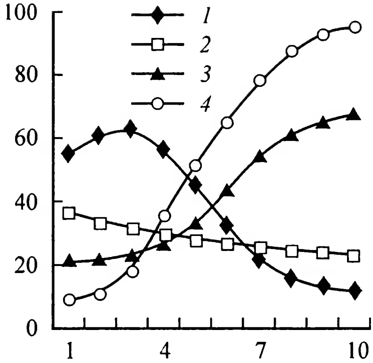


Рис. 3. Динамика роста латеральных ветвей на терминальных ветвях с различной длиной годичного побега.

1 — 18—26 см, *2* — 8—12 см, *3* — 3—5 см, *4* — 1—2 см. По оси абсцисс — собственный возраст латеральной ветви, лет; по оси ординат — длина годичного побега латеральной ветви, % от длины годичного побега терминальной ветви.

ходства терминальных побегов над латеральными по различным показателям ростовой активности. Все характеристики апикального доминирования очень тесно связаны между собой и согласованно изменяются с изменением размера терминального побега (см. таблицу). Чем мельче терминальный побег, тем выше уровень его доминирования над латеральными: меньше число и относительный размер последних. Крупные терминальные побеги ветвятся регулярно и обильно, мелкие — очень редко и никогда не образуют более одного латерального побега. Различия в относительном размере терминального и латеральных побегов складываются в основном уже при формировании почек: с уменьшением длины терминального побега степень его превосходства над самым крупным из латеральных по общему числу метамеров увеличивается более чем в 5 раз! Различия между теми же вариантами по длине междоузлий — на несколько порядков меньше. Таким образом, с сокращением длины терминального побега его превосходство над крупнейшим из латеральных многократно возрастает, причем почти исключительно за счет числа метамеров. Если учесть, что в этом же направлении не менее существенно сокращается интенсивность ветвления, то различия между крупными и мелкими побегами по уровню апикального доминирования возрастают еще в несколько раз. Самые мелкие побеги обычно вообще не ветвятся. Однако даже если мы возьмем тот редкий случай, когда на них все-таки формируется один-единственный латеральный побег, то его длина оказывается в 10 раз меньше длины терминального побега. Напротив, длина самых крупных терминальных побегов примерно в 2.5 раза меньше, чем суммарная длина расположенных в его основании латеральных побегов. Таким образом, уровень апикального доминирования в простых однолетних системах ветвления на крупных побегах в десятки раз ниже, чем на мелких.

Величину апикального доминирования имеет смысл обсуждать применительно не только к однолетним, но и к многолетним системам ветвления. Более того, этот аспект коррелятивного взаимодействия между осями разных порядков ветвления представляется даже более важным, если речь идет о его вкладе в формирование структуры кроны. Рассмотрим типичные примеры взаимоотношений между латеральными и терминальными ветвями в зависимости от уровня роста последних (рис. 3). Характерный для **крупных** ветвей низкий уровень апикального доминирования сохраняется только в первые 4—5 лет жизни латеральных ветвей. В дальнейшем доминирование терминальной ветви резко (к 10-му году почти в 3—4 раза) возрастает. На **средних** по размеру ветвях исходный уровень апикального доминирования существенно выше, чем на крупных. Однако на протяжении первых 10 лет жизни латеральных ветвей он снижается очень медленно. На **мелких** ветвях исходный уровень апикального доминирования очень высокий, но с увеличением собственного возраста латеральной ветви он не только не увеличивается, но и существенно (более чем в 3 раза) снижается. Самый высокий исходный уровень апикального доминирования характерен для **самых мелких** ветвей. Изредка образующиеся на них латеральные ветви в первые годы своей жизни растут очень медленно. Однако в ходе их дальнейшего развития уровень апикального доминирования снижается настолько стремительно, что латеральные ветви к 10-му году жизни почти догоняют породившие их терминальные ветви по размеру годичных побегов.

Обсуждение

При анализе внутренней структуры кроны обычно рассматривают два основных фактора неоднородности побегов: собственный возраст ветви и порядок ветвления (Некрасова, 1972, и др.). Не отступая от этой традиции, начнем с **собственного возраста**. На генеративном этапе онтогенеза прирост дерева в высоту непрерывно снижается, но доминирование главного лидирующего побега выражено еще достаточно четко. Вполне естественно, что рост крупных ветвей первого порядка также снижается с увеличением их собственного возраста, причем темпы этого снижения значительно выше, чем у главного лидирующего побега. Последний всегда находится в условиях максимального освещения. Следовательно, снижение его роста происходит по сугубо внутренним причинам, которые мы пока обобщенно обозначим как старение и назовем его главную причину — ослабление корнелистовой функциональной корреляции (Казарян, 1969, и др.). Ветви первого порядка стареют вместе со всей кроной, но у них все связанные с этим процессы ускоряются, во-первых, доминированием главного лидера, во-вторых — снижением освещенности. Понятно, что внутренние факторы (старение) и в данном случае являются первичными, однако на всем протяжении развития ветвей они циклически взаимодействуют с внешними (снижением освещенности, изменением спектрального состава света, повышением влажности воздуха), взаимно усиливая действие друг друга.

Отмечая снижение размера побегов с увеличением собственного возраста ветвей 1-го порядка, исследователи обычно не рассматривают специально сам ход этого процесса. Однако если задаться такой целью, то обнаруживаются некоторые интересные явления. Так, выясняется, что общая закономерность (снижение роста) обычно нарушается в первые годы жизни ветвей: размер побегов даже несколько увеличивается вместо того, чтобы уменьшаться. Это отмечено не только нами у кедра сибирского, но и другими авторами, например, у *Picea abies* (L.) Karst. (Злобин, 1968; Tamm, Fu, 1987; Цельникер, 1993) и *Pinus sylvestris* L. (Кондратьев, 1961; Габеев, Гаджиев, 1967; Чепик, 1982). По-видимому, объяснение тут простое. Ветвь 1-го порядка, как и любая другая ветвь, берет начало из латеральной почки. Сам латеральный (следовательно, подчиненный) статус этой почки, по-видимому, определяет тот факт, что самый 1-й годичный побег оказывается несколько менее мощным, чем он мог бы быть, имея статус терминального в этой же части кроны. 2-й годичный побег развивается в тех же внутренних и внешних условиях, но уже не из латеральной, а из терминальной почки. Поэтому он обычно оказывается несколько крупнее 1-го. В силу некоторой инерционности, свойственной такого рода объектам, и 3-й побег иногда бывает несколько крупнее второго. Возможно, что некоторое усиление роста в первые несколько лет жизни связано с соответствующим увеличением продуктивности фотосинтеза. Так, у *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Woodman, 1971) и *Pinus sylvestris* L. (Забуга, Забуга, 1982) максимальное поглощение CO_2 было отмечено не у самых молодых, а у 6—7-летних ветвей 1-го порядка. По мнению Г. И. Гирс и В. Д. Стаканова (1986), это связано с освещенностью: избыточной у привершинных и оптимальной у «подвершинных» ветвей.

Пик прироста обычно наблюдается в период со 2-го по 4-й год жизни ветвей. В это время побеги все еще находятся в оптимальных условиях освещения и водоснабжения. Влажность воздуха в этой части полога минимальная, поэтому транспирация максимальная (Винокурова и др., 1999). Побеги испаряют много воды, поэтому характеризуются обилием минеральных элементов (Leyton, Armson, 1955, и др.). Условия для фотосинтеза оптимальные, поэтому продукция ассимилятов намного превосходит их расход на дыхание (Цельникер, Малкина, 1993, и др.). Снижение роста, которое начинается не позже чем на 4—5-м годах жизни ветви, по-видимому, связано, в первую очередь, со снижением освещенности. Как освещенность, так и рост снижаются не линейно, а параболически. В период примерно с 5-го по 10—15-й годы жизни новые годичные нашей ветви как раз находятся в самой плотной части полога, поэтому их рост сокращается поступательно и очень быстро. После прохождения этой зоны ветвь оказывается в разреженной части полога с относительно равномерной освещенностью, поэтому поступательное снижение прироста замедляется. Такой характер снижения роста с увеличением собственного возраста ветвей характерен не только для кедра сибирского. Он описан также и для других родов семейства *Pinaceae*, например для *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Reukema, 1964; Jensen, Long, 1983) и *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. (Eis, 1986).

Собственно старение ветвей выражается в снижении корнеобеспеченности (т. е. водоснабжения и минерального питания) побегов. Это связано не только с физическим удлинением «коммуникаций», но и с изменением структуры проводящих тканей. Опережающее по отношению к другим признакам убывание ширины годичных колец в основании ветвей показано в настоящей работе. На примере *Pinus contorta* Dougl. установлено, что с увеличением возраста ветвей сильно сокращаются также диаметр трахеид и доля ранней древесины, что приводит к многократному снижению гидравлической проводимости ветвей (Protz et al., 2000). При этом общая масса хвои на каждой ветви снижается значительно медленнее, поэтому «ксилемообеспеченность» хвои все время убывает (Huber, 1928, и др.), как и ее влажность (Тимофеев, 1963, и др.). Упомянутое выше взаимодействие между внешними и внутренними факторами, по-видимому, осуществляется по принципу «цепной реакции»: убывание освещенности вызывает снижение продуктивности фотосинтеза и замедление роста (особенно камбиального), вследствие чего сокращается гидравлическая проводимость ксилемы, а растущий дефицит воды и минеральных элементов еще больше ограничивает фотосинтез и т. д. Как бы то ни было, на всем протяжении развития ветвей продуктивность фотосинтеза многократно снижается (Gencsi, 1965, и др.), а затраты на дыхание снижаются значительно медленнее, так как растет доля не ассимилирующих тканей (Цельникер, 1993, и др.). В основании старых ветвей постепенно нарушается работа камбия: сначала появляются неполные годичные кольца ксилемы, а в некоторые годы вообще не образуется ни одной трахеиды, затем камбий полностью инактивируется и, наконец, погибает (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. — Eis, 1986). Скорее всего, на последних этапах развития ветвей решающим фактором замедления роста и последующей гибели ветвей становится именно недостаточное для их жизнедеятельности водоснабжение.

В отличие от крупных ветвей 1-го порядка, выходящих на периферию кроны, развитие мелких и средних ветвей крайне редко было предметом специального анализа. Тем не менее известно, что у *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Jensen, Long, 1983) и *Picea abies* (L.) Karst. (Цельникер, 1993) с увеличением собственного возраста любых ветвей размер побегов уменьшается (у средних и мелких ветвей отсутствует даже короткий период увеличения прироста в начале развития), но чем меньше исходный ростовой потенциал ветви, тем меньше это уменьшение. Иными словами, в процессе развития разных ветвей происходит их сближение по показателям роста: у крупных ветвей они снижаются многократно, а у мелких едва заметно. Это вполне естественно. Ведь гибель (усыхание) всех ветвей происходит по достижении ими некоего минимального и примерно одинакового для всех размера побегов. В нашей работе получены примерно такие же результаты, но диапазон исходного ростового потенциала ветвей был, видимо, шире, чем в упомянутых выше работах: кроме средних и мелких для исследования были взяты еще и самые мелкие ветви. Оказалось, что у последних размер побегов существенно (в несколько раз) увеличивается на протяжении первых нескольких лет жизни, а затем стабилизируется на уровне, статистически неотличимом от того, который изначально характерен для мелких ветвей и к которому на поздних этапах развития приближаются средние и крупные ветви. Физиологическую природу этого интересного явления мы попробуем обсудить ниже. Пока лишь отметим, что такой ход роста самых мелких ветвей является безусловно целесообразным. В начале их развития образуются противоестественно мелкие побеги с 1—2 короткохвойными брахибластами. Даже гибель (усыхание) ветвей происходит при более высоком уровне вегетативного роста. По-видимому, такие мелкие побеги не являются физиологически устойчивыми и «самодостаточными». Вполне естественно, что самые мелкие ветви либо гибнут на ранних этапах развития, либо размер образуемых ими побегов увеличивается до некоего физиологически оправданного «стандарта», затем стабилизируется.

Второй не менее важный фактор неоднородности побегов — **порядок ветвления.** Для всех без исключения растений с моноподиальным ветвлением характерно апикальное доминирование: в вегетативной сфере апикальная меристема всегда мощней и активней порожденной ею пазушной меристемы, а терминальный побег крупней латерального (Champagnat, 1961; Kozlowski, 1964, и др.). Характерной чертой дерева как жизненной формы является высокий уровень апикального доминирования, особенно в первой половине онтогенеза (Brown et al., 1967, и др.). С увеличением порядка ветвления продолжительность жизни ветвей и все без исключения показатели вегетативного роста побегов существенно снижаются (Серебряков, 1962; Moorby, Wareing, 1963; Якшина, 1973; Tamm, Fu, 1987; Цельникер, 1993, и др.). Снижается и ветвление, а у старших порядков — исчезает вовсе (Якшина, Чарыкова, 1974; Чепик, 1982; Jensen, Long, 1983). Поэтому общее число порядков невелико, например у молодых (до 100 лет) деревьев кедра сибирского — не более 4 (Некрасова, 1972).

Физиологическая природа апикального доминирования подробно описана в некоторых обзорах (Минина, Третьякова, 1983). Поэтому мы не будем на ней останавливаться. Отметим лишь, что в этой работе, как и во многих других, явно превалирует отношение к гормональному балансу как главному регулятору апикального доминирования. С этим можно согласиться, если обсуждать взаимодействие между осями разных порядков ветвления на примере однолетников или однолетних побегов дерева. Иерархическая организация сложных многолетних систем ветвления также складывается в значительной мере под действием фитогормонов, в первую очередь ауксина с его полярным транспортом (Wareing, 1970; Zajaczkowski, Wodzicki, 1978; Zajaczkowski et al., 1984). Однако в этом случае большое, а может быть даже и решающее значение имеют некоторые вторичные явления, в первую очередь распределение гидравлической проводимости ксилемы в иерархически организованной системе ветвления.

Выше было показано, что важнейшим фактором ослабления роста ветвей с увеличением их собственного возраста является ухудшение водоснабжения побегов. Скорее всего, то же самое происходит и с увеличением порядка ветвления. Гидравлическая архитектура кроны основательно изучена у многих лесных древесных растений (Zimmermann, 1978; Leverenz, 1981; Ewers, Zimmermann, 1984; Boyer, 1985; Salleo, Lo Gulio, 1986; Селлин, 1988, и др.). Если суммировать результаты всех этих исследований, то окажется, что порядки ветвления, в первую очередь, отражают именно гидравлическую иерархию. Место прикрепления боковой ветви к осевой представляет собой участок с максимальным механическим напряжением. Из двух основных функций ксилемы (проводящей и механической) здесь однозначно и по понятным причинам превалирует последняя: в первую очередь необходимо предохранить ветвь от обламывания и только во вторую — обеспечить ее водой. Механическая прочность обеспечивается увеличением толщины клеточных стенок, уменьшением просвета трахеид, их скручиванием, дифференциацией непроводящих «беспросветных» трахеид, в сущности, не трахеид, а волокон. Ясно, что проводящая функция от этого сильно страдает. Основание боковой ветви действует как горлышко бутылки: гидравлическая проводимость ксилемы снижается здесь на порядок по сравнению с осевой ветвью. Не на порядок, но достаточно существенно снижается при этом и общая «корнеобеспеченность» ветвей, вызывая соответствующие изменения в метаболизме, в том числе гормональном.

Очевидно, что ветви разных порядков в неодинаковой степени подвержены обламыванию, следовательно, у них в разной степени должен быть выражен эффект «горлышка бутылки». Максимальная нагрузка, безусловно, ложится на ветви 1-го порядка: они в среднем расположены перпендикулярно к вектору гравитации, выходят на периферию кроны (где максимальная скорость ветра, максимальный навал снега) и несут большую массу ветвей старших порядков. С увеличением порядка ветвления напряженность всех этих факторов сокращается, следовательно, сокращается необходимость превалирования механических функций ксилемы над проводящими. По-видимому, параллельно снижаются различия между гидравлической проводимостью осевых и боковых ветвей. Возможно, этим обстоятельством объясняется отмеченный некоторыми авторами (Якшина, Чарыкова, 1974; Jensen, Long, 1983) гиперболический характер снижения размера побегов с увеличением порядка ветвления: чем старше порядок, тем меньше различия между ним и предшествующим порядком. Впрочем, эта причина вряд ли является единственной. По-видимому, не менее важны и различия в освещенности ветвей различных порядков. Главный лидирующий побег всегда освещен намного лучше, чем ветви 1-го порядка. Последние в этом отношении меньше отличаются от ветвей 2-го порядка, а различия в освещенности ветвей, например 4-го и 5-го порядка, скорее всего, несущественны. Ясно, что этот фактор также способствует не линейному, а гиперболическому уменьшению размера побегов с увеличением порядка ветвления.

Если физиологический механизм апикального доминирования изучен неплохо, то о его пространственно-временнóй организации до сих пор не известно практически ничего. В литературе имеются лишь отдельные замечания, касающиеся распределения апикального доминирования по кроне, притом весьма противоречивые. Некоторые авторы утверждают, что у молодых деревьев апикальное доминирование наиболее ярко проявляется на вершине, в базипетальном направлении его выраженность снижается, а в основании кроны оно вообще отсутствует (Leverenz, 1981, и др.). Очевидно, что эти утверждения являются результатом простого созерцания острой, устремленной вверх вершины дерева и соответствующих умозаключений. Количественно о величине апикального доминирования обычно судят по отношению размера самого крупного из латеральных побегов к размеру терминального побега: чем меньше это отношение, тем больше доминирование лидера (Привалов, 1960; Минина, Третьякова, 1983, и др.). Так вот, если апикальное доминирование характеризовать этим показателем, то у *Picea abies* (L.) Karst. (Цельникер, 1993) оно не меняется, а у *Pinus strobus* L. (Little, 1970) существенно увеличивается по направлению от вершины к основанию кроны, т. е. с увеличением собственного возраста ветвей и порядка ветвления. При таком подходе самым высоким, полным, 100-процентным доминированием характеризуются самые мелкие, вообще не ветвящиеся побеги. Как же совместить эти две, казалось бы, несовместимые точки зрения?

Ответ на этот вопрос дают результаты настоящей работы. Специальное исследование, проведенное на примере максимально широкого спектра самых разнообразных по размеру побегов и ветвей, показало, что апикальное доминирование состоит, по крайней мере, из двух принципиально разных явлений: взаимодействия терминального апекса с латеральными (1) и взаимодействия осевой ветви с боковыми (2). Имея разное назначение, эти два явления характеризуются во многом противоположными закономерностями пространственно-временнóй организации.

У кедра сибирского, как и у других деревьев с моноподиальной системой ветвления, однолетний латеральный побег всегда короче и вообще слабее терминального. Различия между ними складываются почти исключительно за счет числа метамеров, а вклад длины междоузлий — на порядок ниже. Следовательно, различия эти детерминируются на начальном этапе развития соответствующих побегов (при формировании почек), а на этапе растяжения лишь проявляются. Степень превосходства терминальной почки над латеральными обратно и очень тесно связана с уровнем вегетативного роста.

Самые крупные побеги характеризуются максимальной «корнеобеспеченностью» и располагаются по хорошо освещенной периферии кроны. Их функция — захват жизненного пространства и формирование скелетной основы для всей остальной системы ветвления. Выполнение этих функций невозможно без регулярного заложения большого числа мощных боковых побегов, ибо прочность и надежность осевого элемента определяется в основном числом и размером порожденных им боковых элементов. Для реализации этой потребности у мощных побегов имеются благоприятные внутренние и внешние условия.

Самые мелкие побеги имеют минимальную «корнеобеспеченность» и расположены во внутренней части кроны с очень слабой освещенностью, при этом несут они лишь сами себя, следовательно, у них нет ни потребности в ветвлении, ни возможности ветвиться. Вполне естественно, что изредка появляющиеся в этой части кроны боковые побеги (совсем мелкие, слабые) многократно уступают осевым.

Все **остальные побеги,** промежуточные по уровню роста, занимают такое же промежуточное положение и по степени превосходства терминальных почек над латеральными. Очевидно, что в этом своем проявлении апикальное доминирование характеризует всего лишь возможности терминального апекса, которые, по-видимому, четко совпадают с потребностями в ветвлении, а оптимальный баланс потребностей и возможностей обеспечивает известную гармонию в структуре кроны. Скорее всего, именно на уровне взаимоотношений между терминальной и латеральными почками действует упомянутый выше гормональный механизм.

Второй элемент апикального доминирования — долговременное (многолетнее) взаимодействие между осевой и боковыми ветвями, с одной стороны, формируется на основе первого, с другой стороны, имеет совсем иное функциональное назначение. Для формирования структуры кроны, адекватной задаче выхода в первый ярус дендроценоза, жизненно необходимо регулярное и обильное ветвление самых крупных осевых побегов. Однако для этого в такой же мере необходимо и сохранение однозначно лидирующего статуса **мощных ветвей младших порядков** (особенно ствола) как наиболее характерной черты самой жизненной формы дерева. Иными словами, идеальным для успеха является вариант, когда на самых крупных осевых побегах формируются многочисленные и полноценные боковые побеги, но в дальнейшем развившиеся из них многолетние боковые ветви не стремятся конкурировать с доминирующей осевой ветвью, а все больше отстают от нее и занимают подобающее им место в системе ветвления. Механизм реализации этого безусловно целесообразного варианта, в общем, понятен. В первые годы жизни сравнительно крупных боковых ветвей они довольно быстро перемещаются из плотной и хорошо освещенной периферической в рыхлую и плохо освещенную внутреннюю часть кроны. При этом их масса увеличивается, следовательно, возрастает механическое напряжение в основании, там меняется структура ксилемы, снижается водопроводимость. Все это и вызывает прогрессирующее отставание боковых ветвей от осевых. В рыхлой внутренней части кроны основной функцией **мелких ветвей старших порядков** является «освоение» и использование захваченного жизненного пространства. Поэтому никакого смысла поддерживать доминирование осевых ветвей над боковыми там нет. К тому же освещенность в этой части кроны мало изменчива во времени и пространстве: боковые ветви освещаются так же, как и осевые. Масса мелких боковых ветвей невелика и увеличивается очень медленно. Снег и ветер почти не действуют на них. Поэтому ксилема в их основании, видимо, почти не деформируется, а водопроводимость почти не снижается. Вполне естественно, что в таких условиях боковые ветви постепенно догоняют осевые по росту, причем последний у тех и других стабилизируется на некоем физиологически оправданном минимальном уровне. **Средние по размеру ветви средних порядков** занимают среднее положение и в отношении взаимодействия многолетних осевых и боковых элементов.

Заключение

В пределах кроны дерева разнообразие побегов по уровню роста определяется сочетанием двух основных факторов: порядка ветвления и собственного возраста ветви. С увеличением порядка ветвления уровень роста снижается не линейно, а гиперболически: чем выше порядок, тем меньше различия между ним и предшествующим порядком. В начале развития ветвей возможен любой уровень роста побегов (от очень высокого до очень низкого), в конце уровень роста всегда одинаково низок. Поэтому на протяжении развития у крупных ветвей он снижается сильно, у средних — «средне», у мелких остается практически неизменным, а у очень мелких несколько повышается. Характерной чертой дерева как жизненной формы является высокий уровень апикального доминирования. Исследование, проведенное на примере максимально разнообразных по размеру побегов и ветвей, показало, что апикальное доминирование состоит, по крайней мере, из двух принципиально разных явлений: 1) взаимодействия терминального апекса с латеральными и 2) взаимодействия осевой ветви с боковыми. Имея разное назначение, они характеризуются противоположными закономерностями пространственно-временно́й организации и отчасти нейтрализуют друг друга. В верхней части кроны терминальные почки относительно слабо доминируют над латеральными, но в ходе развития возникших из них многолетних ветвей апикальное доминирование постоянно возрастает. В нижней части кроны, напротив, доминирование одних почек над другими выражено очень сильно, но развивающиеся из них ветви достаточно быстро выравниваются по скорости роста. Два компонента разнообразия побегов (собственный возраст ветвей и порядок ветвления) и две группы факторов (внешние, в основном, освещенность, и внутренние, в основном «корнеобеспеченность») согласованно (усиливая действие друг друга) влияют на изменчивость размера побегов.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке СО РАН (проекты № 6.3.1.16 и 7.10.1.3) и поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 07-04-00593-а и 07-04-10134-к).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винокурова Р. И., Тарасенко Е. В., Осипова В. Ю., Волкова И. Ю. Влажность кроны деревьев и древесины ствола // Экология и леса Поволжья. Йошкар-Ола, 1999. С. 13—16.

Воробьев В. Н., Воробьева Н. А., Горошкевич С. Н. Рост и пол кедра сибирского. Новосибирск, 1989. 167 с.

Габеев В. Н., Гаджиев И. М. Формирование культур сосны на различных видах почв // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1967. № 10. Вып. 2. С. 67—71.

Гирс Г. И., Стаканов В. Д. Продукционный процесс сосняков Красноярской лесостепи // Лесоведение. 1986. № 3. С. 34—41.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Фотосинтетическая активность кроны сосны обыкновенной // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1982. С. 9—10.

Злобин Ю. А. Морфогенез подроста ели и пихты в условиях фотосинтетического угнетения // Уч. зап. Марийск. гос. пед. ин-та. 1968. Т. 30. С. 3—11.

Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969. 312 с.

Кондратьев П. С. Особенности формирования кроны сосны лапландской // Докл. ТСХА. Лесоводство. 1961. Вып. 72. С. 48—54.

Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск, 1983. 198 с.

Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 272 с.

Привалов Г. Ф. Формы сосны в лесной опытной даче СО АН СССР // Изв. СО АН СССР. 1960. № 5. С. 88—92.

Селлин А. А. Гидравлическая архитектура ели европейской // Физиол. раст. 1988. Т. 35. № 6. С. 1099—1107.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 377 с.

Тимофеев В. П. Экспериментальное изучение естественного изреживания и продуктивности древостоев в зависимости от густоты посадки и ярусности лесных насаждений // Матер. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963. С. 101—130.

Цельникер Ю. Л. Динамика фотохимической и ферментной систем фотосинтеза в онтогенезе хвои и листа // Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М., 1993. С. 35—55.

Цельникер Ю. Л., Малкина И. С. Газообмен и баланс органического вещества у надземной части дерева // Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М., 1993. С. 197—210.

Чепик Ф. А. Биология развития и типы морфогенеза побегов древесных растений (на примере сосны обыкновенной). Л., 1982. 70 с.

Шитт П. Г. Биологические основы агротехники плодоводства. М., 1952. 379 с.

Якшина А. М. Влияние прореживания на строение кроны сосны обыкновенной // Лесоводственные исследования в Серебрянноборском опытном лесничестве. М., 1973. С. 144—152.

Якшина А. М., Чарыкова Л. А. Строение кроны по порядкам ветвления у сосны обыкновенной в культурах разной густоты // Лесоведение. 1974. № 4. С. 33—41.

Boyer J. S. Water transport // Annu. Rev. Plant. Physiol. 1985. Vol. 36. P. 473—516.

Brown C. L., McAlpine R. G., Kormanic P. P. Apical dominance and form in woody plants // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 54. N 1. P. 940—944.

Busgen M., Munch E. The structure and life of forest trees. New York, 1929. 436 p.

Champagnat P. Dominance apicale. Tropism, epinastie // Enciclopedia of plant physiology. 1961. Vol. 14. P. 872—908.

Cline M. G., Sadeski K. Is auxin the repressor signal of branch growth in apical control? // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. N 11. P. 1764—1771.

Eis S. Differential growth of individual components of trees and their interrelationships // Canad. J. Forest Res. 1986. Vol. 16. N 4. P. 532—359.

Ewers F. W., Zimmermann M. H. The hydraulic architecture of balsam fir (*Abies balsamea*) // Physiol. Plantarum. 1984. Vol. 60. N 4. P. 453—459.

Gencsi L. Vizgalatok az erdeifenyo tui asszimilacios tevekenysegenek valtozasarol, a kor es a korona egyes reszienekviszonyltaban // Erdesz. Es. Faipari Egyet. Tud. Kozl. 1965. N 1-2. P. 29—50.

Huber B. Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen // Jahrb. Wiss. Bot. 1928. Bd 67. S. 877—959.

Ilonen P., Kellomaki S., Hari P., Kanninen M. On distribution of growth in crown system of some young Scots pine stand // Silva Fenn. 1979. Vol. 13. N 4. P. 316—326.

Jensen E. C., Long J. N. Grown structure of codominant Douglas-fir // Canad. J. Forest Res. 1983. Vol. 13. N 2. P. 264—269.

Kozlowski T. T. Shoot growth in woody plants // Bot. Rev. 1964. Vol. 30. N 3. P. 335—436.

Kozlowski T. T. Growth and development of trees. New York, 1971. Vol. 1. 443 p.

Kozlowski T. T., Pallardy S. G. Physiology of woody plants. New York, 1997. 411 p.

Leverenz J. W. Photosynthesis and transpiration in large forest-grown Douglas-fir: interactions with apical control // Canad. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 12. P. 2568—2576.

Leyton L., Armson K.A. Mineral composition of the foliage in relation to the growth of Scots pine // Forest Sci. 1955. Vol. 1. N 3. P. 210—218.

Little C. H. A. Apical dominance in long shoot of white pine *(Pinus strobus)* // Canad. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 2. P. 239—253.

Moorby J., Wareing P. F. Ageing in woody plant // Ann. Bot. 1963. Vol. 27. N 106. P. 291—308.

Powell G. R. Patterns and development in *Abies balsamea* crowns and effects of megastrobilus production on shoots and burs // Canad. J. Forest Res. 1977. Vol. 7. N 3. P. 498—509.

Protz C. G., Silins U., Lieffers V. J. Reduction in branch sapwood hydraulic permeability as a factor limiting survival of lower branches of lodgepole pine // Canad. J. Forest Res. 2000. Vol. 30. N 7. P. 1088—1095.

Reukéma D. L. Crown expansion and stem radial growth of Douglas-fir as influenced by release // Forest Sci. 1964. Vol. 10. N 2. P. 192—199.

Salleo S., Lo Gullo M. A. Xylem cavitetion in nodes and internodes of whole *Chorisia insignis* plants subjected to water stress: Relation between xylem conduit size and caviation // Ann. Bot. 1986. Vol. 58. N 2. P. 431—441.

Tamm C. O., Fu Mao-Yi. Predicting branch and needlt growth of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from easily measurable tree parameters // Acta Oecol. Plant. 1987. Vol. 8. N 1. P. 21—36.

Wareing P. F. Growth and coordination in trees // Physiology of tree crops / L. C. Luckwill, C. V. Cutting (eds). New York, 1970. P. 1—24.

Wilson B. Apical control of branch growth and angle in woody plants // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 5. P. 601—607.

Woodman J. N. Variation of net photosynthesis within the crown of large forest-grown conifer // Photosynthetica. 1971. Vol. 5. N 1. P. 50—54.

Zajaczkowski S., Wodzicki T. J. Auxin and plant morphogenesis. A model of regulation // Acta Soc. Bot. Pol. 1978. Vol. 47. P. 233—243.

Zajaczkowski S., Wodzicki T. J., Romberger J. A. Auxin waves and plant morphogenesis // Hormonal regulation of development. Berlin etc., 1984. Vol. 2. P. 244—262.

Zimmermann M. H. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees // Canad. J. Bot. 1978. Vol. 56. N 18. P. 2286—2295.

SUMMARY

By the example of young generative Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) trees, the order of branching and the age of branch were studied as factors of shoot diversity within the crown. Growth level is not in linear dependence to the order of branching: the elder is the order the less is difference between shoots of given and previous order. During branch development, the growth level is decreased strongly in large branches, «middling» — in middle branches, and lightly — in small branches. In the smallest branches, the growth level even slightly increases during their development. In the upper part of crown, terminal buds relatively weakly dominate over lateral buds, but apical dominance permanently increases during long-lived branch development. On the contrary, in the lower part of crown, domination of some buds over other ones is expressed very strongly, but long-lived branches are sufficiently quickly become even in growth level. Two shoot diversity sources (order of branching and branch age) and two groups of factors (external, mainly illumination; and internal, mainly procurement of root products) influence in coordination (increasing effect of each other) upon variation of shoot size.

УДК 581; 581.9 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 9

© В. Б. Куваев

ВЫСОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

V. B. KUVAEV. ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN POLAR URALS

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский пр., 33
Поступила 10.02.2006
Окончательный вариант получен 12.03.2008

Исследована флора Полярного Урала в бассейнах рек Собь и Лонгот-Юган. По инструментальным замерам уточнена система распределения растительности: 1 — растительность выработанных речных долин, 2 — пояс древесной растительности, 3 — пояс подгольцовых кустарников, 4 — (лугово)тундровый пояс, 5 — пояс гольцовых пустынь. Выявлены 8 высотно-ценотических групп растений (ВЦГ): I — растения долинных обитаний (21 таксон); II — растения пояса древесной растительности (33); III — растения пояса древесной растительности и подгольцовых кустарников (41); IV — растения лесного пояса, заходящие в (лугово)тундровый пояс (31); V — высотные убиквисты (13); VI — растения пояса подгольцовых кустарников (57); VII — растения (лугово)тундрового пояса с 5 подгруппами (114); VIII — растения пояса гольцовых пустынь (9). Всего включено в анализ 319 таксонов. Отмечены более активные на севере варианты формообразования — пантопное и гибридизационное с образованием «сирот» — спонтанных гибридов, могущих заходить в направлении полюса и вершин далее материнских форм.

Ключевые слова: Полярный Урал, сосудистая флора, высотное распределение видов.

Исследование флоры в связи с высотным распределением ее видов проводилось нами ранее, в частности на Приполярном Урале (Куваев, 1952, 1980). Для заполярной части Урала данные приводятся впервые. Полевые работы проводились в 1976 г. совместно со студентом Московской ветеринарной академии им. К. И. Скрябина А. Н. Востряковым при содействии сотрудника Ямальской опытной оленеводческой станции (ЯОС) В. В. Уткина.

Основная (гольцовая) территория Полярного Урала по К. В. Станюковичу (1960) относится к Северо-Уральскому типу высокогорий. Исследованный нами регион расположен к северу от железнодорожной линии Москва—Лабытнанги на восточном склоне Урала. Южная часть его относится к бассейну р. Собь, северная — к бассейну р. Лонгот-Юган (левобережье Оби). Эта часть Уральского хребта соответствует на равнине подзоне южных (кустарниковых) тундр (Белов и др., 1990).

Поскольку высотное распределение растений связано с поясностью, ей и уточнению данных о границах поясов в этих горах мы уделили повышенное внимание.

Растительность речных долин здесь сформирована слабее, чем, например, на Колымском хребте (Куваев, 1986). Тем не менее она берется в расчет при обосновании системы поясности, поскольку образует в выработанных долинах достаточно выраженный выдел, воспринимающийся как самый нижний в системе склоновых поясов (хотя фактически долинные пояса образуют свою систему — Сочава, 1927). Выделу долинной растительности здесь соответствует особая, 1 ВЦГ. По альтиметрическим замерам верхняя граница долинной растительности в среднем 165 м над ур. м.

Пояс древесной растительности выражен в бассейне Соби; на р. Лонгот-Юган деревьев нет, там выше растительности долин следует непосредственно пояс кустарников. В бассейне р. Собь пояс древесной растительности представлен прямоствольными лиственничниками из *Larix sibirica*[1] var. *polaris* Dyl. с участием *Picea obovata* и *Betula alba* (× *tortuosa* s. l.); их верхняя граница чаще располагается на высоте 165—200 м. Выше этой границы отмечаются фрагменты парковых лесов с теми же породами и полянами, с гигромезофитным высокотравьем, особенно широкотравным (*Aconitum septentrionale* etc.). Их высотный диапазон 200—300 (380) м. Встречаются прямоствольные березняки из *Betula alba* (× *tortuosa* s. l.) и криволесья (*B. tortuosa* s. l.). Усредненная верхняя граница пояса древесной растительности находится на высоте 340 м.

Пояс подгольцовых кустарников также пестр по составу. Высотная последовательность смен *Alnus fruticosa*—*Salix* spp.—*Betula nana*. Ландшафтно наиболее значимы ольховники. При всех колебаниях границ в зависимости от ряда факторов обычные их высоты (230) 320—400 (495) м. Ольховники здесь замещают более южные сообщества древесных. В ивняках доминируют *Salix lanata, S. phylicifolia, S. glauca, S. pulchra*; их пределы (230) 312—415 (640) м. Сообщества *Betula nana* переходны к тундрам; их пределы (295) 355—475 (583) м. *Juniperus sibirica* и хвойные стланики, отмечавшиеся К. В. Станюковичем, стали очень редкими.

(Лугово)тундровый пояс. По-видимому, ранее здесь господствовали типичные горные тундры, наблюдавшиеся мною в 1948—1949 гг. при землеустроительном картировании на Приполярном Урале, в том числе у границы с Полярным Уралом. В растительном покрове преобладали кустарнички, лишайники и мхи. На Урале и иных территориях в составе тундровой растительности благодаря выпасу оленей увеличилось участие трав, а количество лишайников сократилось (Андреев и др., 1935; Андреев,1977; Андреяшкина и Троценко, 1979; Эктова, 2004, и др.). Тундры подверглись процессам олуговения и делихенизации. Во время наших наблюдений на Полярном Урале (1976 г.) растительный покров в гольцах отличался пестротой. Наблюдались типичные тундры, горные луга, пустоши, нивальные лужайки, но преобладали по площади олуговелые тундры. Высотный диапазон пояса в целом (400) 465—520 м. Расчленение его на нижний и верхний отделы (Куваев, Воропанов, 2005) не очень выражено, но приуроченность ряда видов к верхнему отделу все же определенна (*Deschampsia brevifolia, Acomastylis glacialis, Crepis chrysantha* и др.). Поэтому ниже выделяется подгруппа видов верхней части (лугово)тундрового пояса. Подробнее информацию о горных тундрах Урала можно найти у П. Л. Горчаковского (1955, 1975).

---

[1] Авторы видов приняты по С. К. Черепанову (1995).

Пояс гольцовых пустынь охарактеризован нами ранее (Куваев, 1985). На Полярном Урале он отличается совершенной размытостью нижней границы. Граница луготундрового и гольцовопустынного поясов отмечается на высотах 500—900 м (т. е. в виде полосы шириной ~ 400 м (по вертикали) при средней высоте по данным альтиметрических замеров 710 м). Оригинальны абсолютные гольцовые пустыни совершенно без сосудистых растений (вершина 920 м, описание 58); к ним близки гольцы с крайне скудным набором редко разбросанных сосудистых растений из 3—4 видов.

Нивальный пояс нами не отмечен.

На фоне охарактеризованной выше системы поясности намечено 8 высотно-ценотических групп растений (ВЦГ), из которых самая обширная (VII) делится на 5 подгрупп.

I — растения долинных обитаний;

II — растения пояса древесной растительности;

III — растения пояса древесной растительности и подгольцовых кустарников;

IV — растения пояса древесной растительности, заходящие в (лугово)тундровый пояс;

V — высотные убиквисты;

VI — растения пояса подгольцовых кустарников;

VII — растения (лугово)тундрового пояса в целом;

VII — 1 — растения (лугово)тундрового пояса, заходящие в лесной пояс;

VII — 2 — растения (лугово)тундрового пояса,заходящие в подгольцовые кустарники;

VII — 3 —растения (лугово)тундрового пояса;

VII — 4 — растения верхней части (лугово)тундрового пояса;

VII —5 — растения (лугово)тундрового пояса, выклинивающиеся в средней части склонов;

VIII — растения пояса гольцовых пустынь.

Всего включено в анализ 319 таксонов.

Далее высотно-ценотические группы перечисляются в порядке повышения их высотного положения от подножий к вершинам. Высотное распределение растений показано в табл. 1—12.

Гербарная коллекция хранится в Гербариях МГУ (MW) и ВИЛАР (MOSM).

Высотно-ценотические группы растений (ВЦГ)

I группа — растения долинных обитаний — насчитывает 21 таксон (табл. 1). Выше 200—300 м они заходят редко, но *Hippuris vulgaris* поднимается до 600 м над ур. м. Собственно бореальных видов 5, меньше гипоарктобореальных (4) и арктобореальных (3), в сумме 12 видов (52 %). Гипоарктомонтанный элемент включает 2 вида (8.7 %), как и гипоарктический. Отличие здешней заполярной флоры от флоры собственно гипоарктического пояса — существенное участие в низшей на профиле группе арктических в широком понимании видов, которых в упоминаемом поясе обычно просто нет. Это арктический *Ranunculus hyperboreus*, метарктическая *Carex concolor* и др. (13 %). Одним видом представлены элементы плюризональный, арктоальпийский, субальпийский (~подгольцовый).

По типам ареалов группа также пестрая, но и здесь выделяется ведущий тип — циркумполярный: в нем 10 видов, а вместе с голарктическими и арктобореальной *Hippuris vulgaris* эти виды составляют более половины группы — 12 видов (51 %).

ТАБЛИЦА 1

I высотно-ценотическая группа — растения долинных обитаний

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м					
			<200	200	300	400	500	600
Equisetum fluviatile	га-бор	гол-а			8			
E. palustre	»	цирк			8	8		
Calamagrostis canescens	бор	е-сиб			8			
Deschampsia cespitosa	пл-зон	гол-а	17					
Carex aquatilis	г-а бор	цирк			17			
C. cespitosa	бор	пале-а	17	33	8			
C. concolor	мет-а	цирк		17				
Juncus castaneus	(а)-га	е-аз	17					
Salix dasyclados	бор	»		17	8			
Dianthus superbus	бор	»	17					
Caltha serotina aff.	г-а	сиб	8		8			
Ranunculus hyperboreus	а	цирк			8			
Cardamine pratensis s. l.	а-бор	»	17		8		8	
Erysimum cheiranthoides	га-бор	»	17					
Comarum palustre	а-бор	»	17	17	17			
Astragalus alpinus	а-ал	≈ цирк	8					
Chamaenerion latifolium	га-монт	ур-аз-ам					17	
Hippuris vulgaris	а-бор	>г-а бипол						8
Polemonium caeruleum	бор	сиб-евр	17					
Gnaphalium norvegicum	га-с-ал	амф-атл	17					
Petasites radiatus	га-монт	в-е-сиб	17					

Примечание: арабские цифры — % описаний с участием вида на данной высоте. Здесь и в табл. 2—12: геоэлементы: а — арктический, а-ал — арктоальпийский, а-бор — арктобореальный, а-га — арктогипарктический, ал — альпийский, а-монт — арктомонтанный, бор — бореальный, бор-га — бореально-гипарктический, выс-а — высокоарктический, га — гипоарктический, га-бор — гипоаркто-бореальный, га-монт — гипаркто-монтанный, га-с-ал— гипоаркто-субальпийский, гор — горный (монтанный + высокогорный), кр-ст — криофитно-степной, мет-а — метарктический, монт — монтанный, нем — неморальный, нем-бор — неморально-бореальный, пл-зон — плюризональный, хгп — (холодно)гольцово-пустынный, с-ал — субальпийский (~ подгольцовый), ст — степной; типы ареалов: аз — азиатский, аля — аляскинский, ам — (северо)американский, амф-атл — амфиатлантический, амф-ок — амфиокеанический, атл-е — атлантико-европейский, в-е —восточно-европейский, в-е-сиб — восточноевро-сибирский, гол-а — голарктический, гол-а-бип — голаркто-биполярный, е — европейский, е-аз — евразиатский, е-сиб — евросибирский, з-ам — западно-американский, з-сиб — западно-сибирский, з-сиб-е — западно-сибирско-европейский, кав — кавказский, конт — континентальный, косм — космополитный, пале-а — палеарктический, с-е-аз — северо-евразиатский, сиб — сибирский, сиб-е — сибирско-европейский, скан — скандинавский, ур — уральский, ур-аз — урало-азиатский, ц-аз — центрально-азиатский, цирк — циркумполярный, цирк-бип — циркумбиполярный.

Прочие виды имеют широкие ареалы. Несколько выделяется евразиатский тип, представленный 3 видами. Наиболее узкий ареал в этой группе у *Caltha serotina* aff. (преимущественно среднесибирский север).

Итак, долинная ВЦГ сохраняет обычное для высоты расположения ее видов преобладание бореального элемента. Но гипоарктических видов в ней мало, зато наблюдается специфичное для Заполярья повышенное участие высокоширотного арктического элемента. По типам ареалов I группа имеет черты сходства с верхними по расположению в профиле группами более южной части гипоарктического пояса, прежде всего исключительно высокое участие циркумполярных видов — более половины состава.

II группа — растения пояса древесной растительности — 33 таксона (табл. 2). Почти все они не заходят выше 300 м (исключение — *Gymnocarpium*

ТАБЛИЦА 2

II высотно-ценотическая группа — растения пояса древесной растительности

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м			
			<200	200	300	400
Lycopodium annotinum subsp. *dubium*	га	цирк	17		8	
Equisetum sylvaticum	бор	»	50	50	8	
Dryopteris carthusiana	»	сиб-кав-е		33	8	
Rhizomatopteris montana	га-монт	гол-а		17	8	
Gymnocarpium dryopteris	бор	≈ цирк		17	8	8
Milium effusum	бор-нем	гол-а	50	33	8	
Calamagrostis canescens × *langsdorffii*	бор	е-сиб		17		
Poa palustris	»	цирк		17		
Festuca ovina	»	»	33			
Carex brunnescens	га-бор	»		17	8	
C. globularis	бор-га	>е-аз	17	17		
C. juncella	»	с-е-аз	17		8	
C. media	га-монт	цирк	17			
Salix jenisseensis	га-бор	с-е-сиб	17			
Betula × *kusmisscheffii*	га	з-сиб-е			8	
Atragene sibirica	г-а-бор	(в-е)сиб	17	33		
Ranunculus monophyllus	а-бор	е-аз	17			
R. propinquus s.s.	бор	в-е-аз		17		
Thalictrum minus subsp. *globiflorum*	»	ур-аз	33			
Erysimum hieracifolium	га-бор	цирк	17			
Saxifraga aestivalis	га-монт	аз	17		8	
Ribes glabellum	га-бор	е-аз		17		
Spiraea media	нем-бор	в-е-аз	17			
Rubus humulifolius	га-бор	(св-е)аз			8	
Sanguisorba officinalis	нем-бор	е-аз + ам		17		
Melampyrum pratense	га-бор	сиб-е		17		
Linnaea borealis	»	цирк	17	50	8	
Lonicera caerulea subsp. *altaica*	бор	в-е-сиб			8	
Achillea asiatica aff.	»	е-аз	17			
Matricaria hookeri	а-бор	~гол-а	17			
Crepis sibirica	га-бор	е-сиб		17		
Hieracium lachenalii s. l.	бор	з-сиб-е	17	33		
H. murorum s. l.	нем-бор	е	17			

dryopteris, отмеченный на высоте 400 м). В группе преобладают более южные бореальные в строгом смысле виды— *Dryopteris carthusiana* и др., всего 11 видов. Вместе с гипоарктобореальными (9), неморально-бореальными (3), арктобореальными (2) видами этот господствующий элемент насчитывает 25 видов, т. е. 76 %. Самый южный в нашем случае бореально-неморальный элемент представлен *Milium effusum*. Сравнительно с I ВЦГ усиливается позиция гипоарктических видов — их 4: по 2 таксона строго гипоарктических и бореально-гипоарктических. Остальные виды гипоарктомонтанные.

По типам ареалов группа не отличается однородностью. Ее особенность состоит в том, что даже при размещении на профиле в почти самых низких и более благоприятных местоположениях в ней преобладают циркумполярные виды, свойственные обычно наиболее суровым максимальным высотам. Среди них 9 циркумполярных и 3 голарктических. В целом к этому типу относится 12 видов (36 %). Состав прочих типов очень пестр. Исследованная территория — пограничная между Европой и Азией, и, казалось бы, здесь можно ожидать сбалансированности между типами сибирским (и шире азиатским) и европейским. Фактически же первый насчитывает 15 таксонов: 5 преимущественно сибирских и 10 преимущественно азиатских, т. е. распространенных в Сибири и на Дальнем Востоке, второй — лишь 5. Характерный для Азии тип с американскими связями представлен только *Sanguisorba officinalis* (Welsh, 1974 : 395).

В целом II группа является средоточием повышенно требовательных, в общем более южных по своему распространению элементов — бореального при участии неморального. Поэтому несколько странно выглядит преобладание наиболее весомого среди типов ареалов циркумполярного типа. Характерен также резкий перевес сибирского и азиатского типов над европейским.

III ВЦГ, приуроченная к поясам древесной растительности и подгольцовых кустарников — одна из крупных групп на Полярном Урале, в ней 41 таксон (табл. 3). Бóльшая часть их достигает 400 м, а 1 вид — 500 м над ур. м.

ТАБЛИЦА 3

III высотно-ценотическая группа — растения пояса древесной растительности и подгольцовых кустарников

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м				
			<200	200	300	400	500
Equisetum arvense s. l.	а-бор	цирк	17		25	33	
E. scirpoides	»	гол-а		17	8	25	
Lycopodium annotinum	бор	цирк	17	33	8		
Larix sibirica var. *polaris*	га-бор	сиб-в-евр	67	83	42	25	
Alopecurus pratensis	бор	аз-е	17	17	25	8	
Calamagrostis langsdorffii	»	е-аз	83	67	75	17	
C. phragmitoides aff.	га-бор	е-кав-сиб			17		
Deschampsia flexuosa	»	амф-ок	67	50	17	25	
Trisetum sibiricum	нем-бор	ал-е-аз	67	50	42	8	
Poa nemoralis	нем	цирк			8	8	
P. pratensis	бор → пл-зон	гол-а	17	17	8	17	
P. sibirica	га-бор	аз	17			8	
Festuca rubra	бор	цирк (>е-аз)	17				8
Luzula pallidula	»	в-е-аз + ам	33		8	8	
Cerastium jenisejense	а-га	→ цирк			17		
Trollius apertus	г-а-бор	сиб	83	17	25	17	
Delphinium elatum s. l.	бор	конт-е-сиб	50			17	
Aconitum septentrionale	»	в-е-сиб	67	67	50	8	
Ranunculus subborealis × *glabriusculus*			50	33	8		
Cardamine macrophylla	бор, га-монт	аз	67	33	50	17	
Sorbus sibirica	га	ур-аз	33	33	17	8	
Geum rivale	а-бор	цирк	33	17	25		
Alchemilla anisopoda	бор	ср-ю-сиб	33	17	8		
A. glomerulans	га-с-ал	амф-атл	17	17	8		
A. oxyodonta	а	>сканд		17	17		
Viola epipsiloides	бор-га	цирк (>сиб)	50	17	25	8	
Chamaenerion angustifolium	а-бор	»	83	83	25	8	
Anthriscus sylvestris	бор	е-аз	33	33	17	8	

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м				
			<200	200	300	400	500
Angelica archangelica subsp. *decurrens*	га-бор	ур-аз	33	50	25	17	
Ledum palustre	»	е-аз			8	8	
Vaccinium myrtillus	а-бор	цирк	67	67	42	17	
Empetrum nigrum s.s.	(га)-бор	аля-амф-е-аз	33	33	8		
Trientalis europaea	а-бор	цирк	67	83	42	8	
Myosotis palustris subsp. *nemorosa*	бор	»	17	17	25		
M. pseudovariabilis	га	е-ср-сиб	50	33	8	8	
Lamium album	бор	пале-а	17	17	8		
Veronica longifolia ssp. *borealis*	(га)-бор	е-аз	17		25		
Galium boreale	а-бор	цирк	33		8		
G. boreale subsp. *septentrionale*	бор	>ам-аз	17		8		
Cirsium heterophyllum	бор	е-сиб	83	50	33		
Taraxacum croceum	(г)а	амф-атл	33		8		

Здесь необычайно велика для Заполярья доля бореальных видов — 31 (73 %, почти ¾ состава !). При этом преобладает собственно бореальный субэлемент — 14 видов (34 %), на втором месте виды гипоаркто-бореальные — 9 (22 %); всего меньше арктобореальных — 7 видов. Из остальных элементов существен лишь гипоарктический, но доля его здесь скромнее, чем в более южных субарктических горах — всего 5 видов, 12 %. В их числе собственно гипоарктические виды, один бореально-гипоарктический вид (*Viola epipsiloides)* и аркто-гипоарктическая *Cerastium jenisejense.* Прочие элементы немногочисленны и представлены обычно одним видом.

Полной противоположностью является состав типов ареалов — 19 типов и подтипов. Разумеется, все они малочисленны и четко доминирует, как это ни странно для небольших высот, занимаемых группой, циркумполярный тип — 12 видов (около 29 %); к ним примыкают 2 голарктических вида. Лишь отчасти с циркумполярным сопоставим сибирский тип — во всех его подтипах насчитывается 9 видов (22 %), в том числе 3 евросибирских и 2 восточноевросибирских. Примечательно участие видов с широкими ареалами — например, амфиатлантических (2). Тип с американскими связями представлен *Trisetum sibiricum,* однако надо отметить, что и на Аляске, и на Юконе преобладает subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev. (Welsh, 1974). Таким образом, III ВЦГ выделяется резкой неоднородностью ботанико-географического состава. Геоэлементный состав весьма унифицирован и однороден: на ¾ он образован бореальными видами. Существенна позиция гипоарктических видов, но их гораздо меньше, чем в соответственной группе в более южных субарктических горах. Напротив, типологический состав ареалов на редкость пестр, и среди множества типов выделяется только циркумполярный — 14 видов (с 2 голарктическими). Другой значимый тип — сибирский, 9 видов.

IV ВЦГ включает 31 таксон (табл. 4). Следовательно, количество растений, свойственных в основном нижним поясам, но способных заходить в высокогорья до ~ 600—700 м, сравнительно невелико (*Bistorta major* отмечалась до 800 м). В основном это бореальные (12 видов, ~ 39 %) и — в широком понимании — горные виды (9, ~ 32 %). Неморальных видов нет, лишь *Solidago virgaurea* можно отнести к неморально-бореальным. Строго бореальных видов 5, гипоаркто-бореальных столько же, арктобореальных 2. Горные виды здесь впервые при поднятии

ТАБЛИЦА 4

IV высотно-ценотическая группа — растения пояса древесной растительности с захождениями в (лугово)тундровый

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м							
			<200	200	300	400	500	600	700	800
Equisetum pratense	бор	гол-а	83	33	33	17	8			
Picea obovata	»	пале-а	50	67	8	8	17			
Juniperus sibirica	га-монт	цирк	83	33	17	17				
Anthoxanthum alpinum	га-с-ал	е-сиб	50	17	33	25			8	
Phleum alpinum	га-ал	амф-ок	17		17	8				
Alopecurus glaucus	га-горн	е-аз	17	17	8	8		8		
Poa alpigena	га-ал	цирк	17	17	33	33	17	8	17	
Eriophorum polystachion	а-бор	»		17	8	33	8			
E. scheuchzeri	га-ал	»	17	17	17	8	17	8		
Veratrum lobeianum s. l.	а-бор	е-сиб	83	100	92	67	17	8	8	
Coeloglossum viride	бор	ал-е-аз		17			8			
Salix hastata	с-ал-га	ал-е-аз	83	33	8	17	17			
S. lanata	ал-га	цирк	67	67	58	50	50	8		
S. phylcifolia	бор-га	сиб-е	83	50	25	25	17			
Betula tortuosa s. l.	га-с-ал	е-сиб	100	33	33	8	8			
Rumex alpestris subsp. *lapponicus*	бор-с-ал	аз-е	50	67	33	8	8			
Bistorta major	га-бор	е-сиб	83	100	100	75	42	25		8
Trollius europaeus s. l.	га	ур		50	8	8			8	
Rhodiola rosea	бор с-ал	ам-е-аз	50	17	33	17	8	8	8	
Rubus arcticus	бор	цирк	67	50	75	8	8			
R. chamaemorus	га	»	33	50	17	25	8			
Rosa acicularis	га-бор	цирк (>сиб)	33	67	17	17	17			
Geranium krylovii	га-монт	(е)аз	83	67	67	17	8	8	8	
Viola biflora	а-ал	цирк	67	67	50	17	8	8	8	
Pyrola minor	бор	»	33	17					8	
Vaccinium uliginosum	га-бор	»	50	33	50	8	58	17	8	
V. vitis-idaea	»	»	17	33	25	8	8			
Polemonium acutiflorum	а-га	(ам)е-аз	67	50	58	42	17	8	17	
Adoxa moschatellina	га-бор	цирк	33	17	25	8	8			
Solidago virgaurea s. l.	(н)бор	з-сиб-кав-е	100	100	75	33	8			
Pyrethrum bipinnatum	га	ал-е-аз	50	17	50	33	8	8	8	

по профилю выступают в повышенной численности. Набор их пестр: представлены таксоны гипоаркто-монтанные (2), гипоаркто- и бореально-субальпийские (3) и др.; строго горный элемент (с распространением как в монтанной, так и в высокогорной части профиля) представляет *Alopecurus glaucus*. Третий элемент — гипоарктический насчитывает 7 видов. Прочие элементы представлены немногочисленными видами.

Сходная картина наблюдается при анализе типов ареалов: при не слишком высоком их разнообразии преобладает один — циркумполярный, 14 видов (41 %). Второе место занимают виды с американскими связями, доля которых неожиданно возрастает — их 5, далее следуют преимущественно европейские виды (3). В основном азиатских видов, не заходящих в Сев. Америку, только 2.

В общем IV группа растений пояса древесной растительности, способных заходить в высокогорья, характерна необычным сочетанием преобладающих видов —

бореальных и гипоарктических, с одной стороны, и горных — с другой. Столь же редкое сочетание наблюдается по принадлежности к типам ареалов: циркумполярный, европейский и тип, имеющий связи с Сев. Америкой. Прочие элементы и типы представлены в небольшом количестве и все малочисленны.

V группа — убиквисты — по численности (13 видов, табл. 5) превышает средние показатели для более южных субарктических гор (там она составляет обычно 5—10 видов). Отличается она и по биогеографическому составу. «Знаковый» геоэлемент группы убиквистов в субарктических горах — гипоарктические виды, наиболее соответствующие зональному выделу редколесий и кустарниковых тундр. В условиях Заполярья примерно половину ее (6 видов) составляют арктоальпийцы, более соответствующие здешним условиям, приближающимся к тундровой зоне. Гипарктические виды отходят на второй план — их 3 (23 %). Прочие элементы — альпийский, метарктический, арктический — представлены по одному виду в каждом. *Stellaria peduncularis* ведет себя в Европе (Шпицберген и др.) как арктический вид (Norsk fl., 1994), в Азии — как арктоальпийский.

По типам ареалов господствуют циркумполярные и азиатские виды в широком смысле. Циркумполярных видов 3, а вместе с голарктической *Bistorta vivipara* — 4 (31 %). В азиатском типе преобладает евразиатский подтип — 4 вида, а с собственно азиатским *Senecio atropurpureus* — 5 видов (38 %). Европейский тип представляет только сибирско-европейская *Betula nana*. Имеются также виды, распространенные и в Сев. Америке, — *Saxifraga cernua* и *Empetrum hermaphroditum* (Welsh, 1974).

Следовательно, заполярная группа убиквистов отличается от этой же группы в субарктических горах повышенной численностью видов, ведущей ролью арктоальпийского (а не гипоарктического) элемента, изменением флористического состава (вхождение в группу *Pachypleurum alpinum* и прочих, переход в другие группы видов *Vaccinium* и т. п.). Принципиальных отличий в наборе типов ареалов нет: преобладание циркумполярного и азиатского типов наблюдается в субарктических горах и много южнее.

ТАБЛИЦА 5

V высотно-ценотическая группа — растения — высотные убиквисты

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м								
			<200	200	300	400	500	600	700	800	900
Calamagrostis lapponica	га	цирк	17	17	17	75	75	50	33	25	14
Festuca ovina subsp. *elata*	а-ал	е-аз		33	58	75	100	67	25	17	
Carex bigelowii subsp. *arctisibirica*	мет-а	в-е-аз	17	17	50	67	67	42	67	92	71
Salix glauca	с-ал-га	цирк	17	17	8	67	17	25	17	17	
Betula nana	га	з-сиб-е	100	50	75	100	92	33	8	8	
Bistorta vivipara	а-ал	гол-а		33	50	67	42	25	33	25	
Stellaria peduncularis	е-арк	аз-а-ал	17	17	50	42	50	33	67	8	29
Saxifraga cernua	а-ал	ам-е-аз			8	8	17	25	8	8	14
Pachypleurum alpinum	»	(е)аз	33	33	50	67	33	17	25	8	
Pylora grandiflora	а	цирк		17	25	8	25	17	17		14
Empetrum nigrum subsp. *hermaphroditum*	а-ал	>амф-атл	17	17	8	42	58	58	8	25	
Senecio atropurpureus	»	аз	17			8	25	8	8	8	
Saussurea alpina	а-бор-ал	е-сиб	33	17	33	50	50	50	67	25	

Как сказано выше, на Полярном Урале ***пояс подгольцовых кустарников*** (особенно ольховника *Alnus fruticosa*) и соответствующая ему ***VI ВЦГ*** играют совершенно особую ландшафтно-ботаническую роль. На р. Лонгот-Юган, где древесной растительности нет, ее заменяет ольховник. Для ряда растений он выполняет защитные и благоприятствующие их выживанию функции. Здесь сосредоточено много сосудистых растений, за пределами данного пояса не встречающихся (табл. 6). Всего в группе 57 видов и подвидов. Они приурочены к высотам 300—400 м и за их пределы выходят только в составе данного пояса — в сообществах ольховника и рослых ив; в лесной пояс заходят всего 6 видов. Они обычно заходят выше 300—400 м, но чаще не выше 500 м. Геоэлементы VI группы — растений пояса подгольцовых кустарников — разнообразны. По численности на первом месте бореальные виды — их 16 (до 30 %). В свою очередь среди бореальных видов первенство делится между собственно бореальными (6) и арктобореальными (также 6); остальные 4 — гипоарктобореальные. Далее идут горные виды: на первом месте гипоаркто(бореально)монтанные виды (6). Важен по численности арктоальпийский элемент; собственно арктоальпийцев 9, гипоарктоальпийцев 2, всего 11 (~ 20 %). Впервые становится весомой роль арктических видов — их 10 (18 %): собственно арктических 4, метарктических 5, гипоаркто-арктический подвид один — *Sanguisorba officinalis* ssp. *polygama*. Роль собственно гипоарктических видов невелика — их 4 (7 %). Большинство остальных элементов представлены каждый одним видом; в их числе гипоаркто-субальпийская *Alnus fruticosa*.

ТАБЛИЦА 6

VI высотно-ценотическая группа — растения пояса подгольцовых кустарников

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м							
			<200	200	300	400	500	600	700	800
Equisetum variegatum	а-монт	цирк				8				
Cystopteris dickieana	а	»					8			
C. fragilis	пл-зон	→косм					8			
Gymnocarpium × *intermedium*	га	цирк				8				
Alopecurus borealis	а-ал	(с-е)аз				8				
Calamagrostis holmii	а	аз			8					
C. neglecta	га-бор	цирк			17	8				
Trisetum spicatum subsp. *molle*	а-ал	»			8					
Poa angustifolia	н-ст	аля-е-аз			8					
P. glauca	а-ал-кр-ст	цирк			8					
Bromus sibiricus	га-бор	аз			8					
B. sibiricus subsp. *vogulicus*	ал	путоран-ур			8					
Eriophorum brachyantherum	га	цирк					17			
Kobresia myosuroides	а-ал	цирк					8			
Carex capillaris	га-ал	≈цирк			8	8	8			
C. fuscidula	мет-а	аз-ам				8				
C. redowskiana	га	конт-аз			8	8				
C. sabynensis	га-монт	аз			42	42				
C. vaginata	бор	цирк			8	8	17			
C. vaginata subsp. *quasivaginata*	а-ал	»			17	8				
Luzula sibirica	мет-а	аз	33		42	25	8			
Allium schoenoprasum	га-бор-монт	≈пале-а		17	25	17				
Salix myrsinites	ал	сиб-у-аз			25	8				
S. glauca × sp.					8					

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м							
			<200	200	300	400	500	600	700	800
Salix lapponum	га	з-сиб-е		17						
Alnus fruticosa	га с-ал	в-е-аз	33	67	42	42	8			
Koenigia islandica	а-ал	цирк			17					
Rumex acetosa	бор	»			8					
Cerastium beeringianum	га-ал	з-ам-в-аз					8			
C. holosteoides	бор	>е-гол-а			8	8				
Sagina saginoides	а-ал	ам-аз-е			8					
Caltha arctica	а	ам-аз			8					
Ranunculus subborealis	а-бор	е-аз			67	42				
Saxifraga bronchialis aff.	Бор	в-аз					8			
Chrysosplenium alternifolium	а-бор	е-аз			17	17				
Parnassia palustris s. l.	»	цирк		17	25	33	8			
Alchemilla murbeckiana	га-монт	з-сиб-е			8					
Sanguisorba officinalis subsp. *polygama*	га-а	е-аз	17	17	33	8			8	
Astragalus alpinus subsp. *arcticus*	мет-а	≈цирк	17			17	25	8		
A. frigidus	га-монт	е-аз			8					
A. norvegicus	»	»					8			
Hedysarum arcticum	мет-а	»		17	25	33	33	8	8	
Viola palustris aff.	бор	е-аз			8					
Epilobium palustre	га-бор	цирк		17	17					
Pleurospermum uralense	га-бор	в-е-сиб			8					
Pachypleurum alpinum var. *schischkinii*	а-ал	(е)аз			8					
Conioselinum tataricum	га	е-сиб			8					
Myosotis sylvatica	бор	>е				8				
Pedicularis labradorica	га-монт	аз-ам				25				
P. sudetica	а-ал	е-аз	17	17	8					
Artemisia tilesii	мет-а	(в-е)ам-аз	17		17	17	8	8		
Petasites frigidus	а-бор	→цирк		17	8	25				
Senecio integrifolius	»	е-аз	17	17	17	17				
Taraxacum ceratophorum	»	→цирк				8				
T. officinalis s. l.	бор	→косм			25	17				
Crepis albescens	а	ур			17	25	8			
Hieracium alpinum	а-ал	з-сиб-атл-е				17	8	8		8

Типологический состав ареалов также разнообразен. Высотный уровень и связанные с ним климатические изменения позволяют четко занять в этой группе первое место циркумполярным видам — их 18 (32 %), из них 17 — собственно циркумполярные, а один голарктический — *Cerastium holosteoides* s.s. Таков же по численности азиатский тип — 18 видов; преобладают среди них евразиатские (11) и собственно азиатские виды (5). Роль типа с американскими связями возрастает до 12.3 % (7 видов с преобладанием азиатско-американских и американо-евразиатских видов). Доля преимущественно европейских видов (4) в этой группе выше, чем преимущественно сибирских (2). Уральских видов всего два — *Bromus sibiricus* subsp. *vogulicus* и *Crepis albescens*. Итак, VI ВЦГ, связанная преимущественно с ольховниками, многочисленна (57 видов), разнообразна как по геоэлементному составу, так и по типологическому составу ареалов. Экологическая среда в сообществах крупных кустарников и особенно ольховника позволяет сосуществовать здесь видам с различными требованиями, но все это травы (за исключением доминантов — ольховника и образующих заросли 4 видов ив).

VII ВЦГ — растения (лугово)тундрового пояса в целом (114 видов).

Подгруппа VII-1 (растения, заходящие в древесные сообщества) наиболее низкогорная в VII, самой многочисленной группе (лугово)тундрового пояса, невелика и включает 14 таксонов (табл. 7). Характерная особенность в их распределении — наличие гиатуса на высоте ~ 200—300 (400) м между крайней нижней ступенью с лесными сообществами и (лугово)тундровой частью профиля. Но гиатуса может и не быть

Преобладающий элемент в VII-1 подгруппе горный, с включением в него арктоальпийцев — 7 видов (50 %). Собственно арктоальпийцев 5. Второй по численности элемент арктический, к нему относятся 5 видов (36 %), из которых собственно арктические — *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum* и *Oxytropis sordida.* К (аркто)гипоарктическим видам относятся *Ranunculus propinquus* subsp. *glabriusculus* и *Campanula rotundifolia* var. *arctica.* Состав типов ареалов в этой подгруппе пестрый — преобладают циркумполярные виды, их 6 или 43 %. Один вид амфиатлантический — *Arabis alpina.*

Итак, в подгруппе VII-1 впервые на профиле господствуют арктоальпийские и арктические виды. По типам ареалов впервые преобладают виды циркумполярные с участием амфиатлантического элемента. Гиатус между лесной и (лугово)тундровой частями профиля, возможно, зависит от того, что входящие в группу некоторые травы и кустарнички не выносят конкуренции с ольховником в его сомкнутых зарослях.

Среди (лугово)тундровых растений подгруппа VII-2 (растения, заходящие в подгольцовые кустарники) — одна из двух самых больших, в ней 40 видов и подвидов (табл. 8). Они занимают основную часть высотного профиля от 400 до 800 м, причем некоторые таксоны могут встречаться до 200 м вниз и до 1000 м вверх по

ТАБЛИЦА 7

VII высотно-ценотическая группа, 1-я подгруппа — растения (лугово)тундрового пояса, заходящие в лесной

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м								
			<200	200	300	400	500	600	700	800	900
Alopecurus alpinus	мет-а	цирк	33			8	8	8	8		
Carex lachenalii	а-ал	»	17		42	33	8	17	25		
Salix reticulata	»	»		17	8	42	25	8		8	
Rumex alpestris subsp. *pseudoxyria*	га-а	аз-е	17		8	8	8	8	8		
Silene chamarensis subsp. *paucifolia*	мет-а	сиб	17				8				
Dianthus repens	га-ал	аля-аз	17				8				
Ranunculus glabriusculus	а-га	(з)сиб-е	17				17		8		
Papaver lapponicum subsp. *jugoricum*	а	ур	17				8	8		17	14
Arabis alpina	а-монт	>амф-атл	17			8	8		8		
Oxytropis sordida	а	аля-е-аз			8	8	33	8	17	8	
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*	а-ал	цирк	17			50	83	67	50	67	14
Pedicularis lapponica	»	»			8	42	50	17			
Valeriana capitata	г-а-ал	ам-е-аз			8	33	25	25	42	17	
Campanula rotundifolia var. *arctica*	а-га	цирк	8		8		33				

ТАБЛИЦА 8

VII высотно-ценотическая группа, 2-я подгруппа — растения (лугово)тундрового пояса, заходящие в подгольцовые кустарники

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м								
			200	300	400	500	600	700	800	900	1000
Lycopodium alpinum	а-ал	цирк		17	17	8	8	8			
Selaginella selaginoides	га-с-ал	»		8		8					
Hierochloë alpina	а-ал	»			25	58	92	67	92	43	50
Trisetum spicatum	»	»				17	25	25	8		
Poa alpina	»	ам-з-сиб		25	33	17	8	8			
P. arctica	мет-а	цирк			8	25	50	50	33	43	50
Festuca rubra ssp. *arenaria*	а	е		33	33	8	8	25			
Eryophorum vaginatum	а-бор	цирк			17	8					
Luzula multiflora aff.	пл-зон	з-сиб-е			8			8			
L. multiflora subsp. *frigida*	а	е-з-сиб	17		8	8		8			
L. nivalis	а-ал	цирк		8	8		25		8	14	
Tofieldia pusilla	мет-а	»		17		8					
Lloydia serotina	а-ал	→цирк				17	8	8	17	14	50
Salix arctica	мет-а	≈цирк		17	8	33	25	25	17	14	50
S. pulchra	га	ам-аз	17		33	42	25	17	17		
S. phylicifolia × *pulchra*	»	»		8		8	8				
Bistorta elliptica	а-га	аля-в-аз				33	33	42	8		
Minuartia arctica	а-ал	аля-аз			8	25	50	33	67	29	50
Silene acaulis	»	е-ам(в-аз)		8	17	25	8	25	25	29	
Gastrolychnis apetala	»	цирк			8	8	8	8			
Ranunculus propinquus ssp. *pumilus*	а	е-сиб			8	17	17	33			
Thalictrum alpinum	а-ал	цирк		17	25	25	17		8		
Parrya nudicaulus	мет-а	≈цирк			17	17	8				
Saxifraga hieracifolia	а-ал	цирк			17	17	8	8			
S. hirculus	а-бор	»			25	17	17		17		
Potentilla crantzii	га-монт	амф-атл		8	17	17	8	17		29	
Dryas octopetala	мет-а	аля-аз-е		8	42	50	67	42	33	29	
Ledum palustre subsp. *decumbens*	а-га	цирк			42	50	58	17	17		
Phyllodoce caerulea	а-ал	амф-ок → цирк		17		8					
Harrimanella hypnoides	а	амф-атл	17	8	17	8	8	25			
Andromeda poliifolia subsp. *pusilla*	бор-га	цирк			8	8					
Arctous alpina	а-ал	»			25	25	17		8		
Vaccinium uliginosum var. *microphyllum*	га-бор	≈цирк			58	33	67	17	25		
Androsace chamaejasme subsp. *arctisibirica*	а	ам-аз		8		17	8			14	
Eritrichium villosum s. l.	а-ал	е-аз		8			8	17	8		
Myosotis asiatica	»	аля(е)аз		17	17	17	8				
Lagotis glauca subsp. *minor*	а-бор-монт	з-ам-е-аз		17	58	33	33	50	17		
Pedicularis oederi	а-ал	»		8	33	42	33	17	17		
Senecio tundricola	мет-а	аз			8	17	8	8		14	
Taraxacum nivale	а	е-сиб		25	25	17	8	8		14	

профилю. Ботанико-географический состав подгруппы очень хорошо выдержан. Среди геоэлементов господствует арктоальпийский, представленный 16 таксонами (40 %), среди типов ареалов преобладает циркумполярный, к которому относится 19 видов или 47.5 % всех видов подгруппы. В числе геоэлементов еще сохраняется бореальный (3 вида, включая гипоаркто-бореальную *Vaccinium uliginosum* var. *microphyllum*). Почти столько же гипоарктических видов (4). Но второе место после арктоальпийских видов занимают арктические — 12 таксонов или 30 %: собственно арктических видов 6, остальные 6 — метарктические. Горных видов 3, включая гипоаркто-монтанную *Potentilla crantzii*. Среди типов ареалов, помимо господствующего циркумполярного (19 таксонов, 47.5 %), неожиданно выходят на второе место по численности виды с американскими связями: их 10 (25 %). Они разнообразны: среди 6 подтипов выделяются два американо-евразиатских и два американо-азиатских вида. Из прочих типов заметное место занимает азиатский — 7 таксонов. Европейских видов всего два.

Итак, VII-2 подгруппа видов, одинаково широко представленных и в (луго)тундрах, и в подгольцовых ольховниках и прочих кустарниках, специфична преобладанием строго определенных геоэлементов (прежде всего арктоальпийского) и типов ареалов (прежде всего циркумполярного). Более четверти видов составляют арктические, хотя в сложении флоры участвуют и более южные виды — бореальные и гипоарктические. Характерно очень высокое участие видов с американскими связями (10) при ничтожной доле европейских (2).

Подгруппа VII-3 — собственно (лугово)тундровая (38 видов, табл. 9); ее виды распространены в основном в интервале 500—800 м. По геоэлементному составу

ТАБЛИЦА 9

VII высотно-ценотическая группа, 3-я подгруппа — растения собственно (лугово)тундрового пояса

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м								
			300	400	500	600	700	800	900	1000	>1000
Calamagrostis groenlandica	а	амф-атл		25							
Deschampsia alpina aff.	а-ал	»				8	8				
D. glauca	га → а-ал	≈цирк	8	17	25	17	17	8		50	
Carex atrofusca	а-ал	»				8					
C. melanocarpa	мет-а	аз			8	8					
C. rupestris	а-ал	≈цирк			17		8	17	14		
Juncus biglumis	мет-а	»		8		8					
Luzula confusa	а-ал	»			33	83	75	58	71	50	
Tofieldia coccinea	»	ам-аз			8						
Salix polaris	мет-а	аля-е-аз			17		33	17			
Oxyria digyna	а-ал	цирк	8	25	17	33					
Bistorta major elliptica	га-б	е-сиб				8					
Stellaria palustris	»	аз-е			8		33				
Dichodon cerastoides	а-ал	>ю-аз-е	8		8						
Cerastium alpinum	»	→цирк			8						
C. regelii	а	»		8	8	8	8	14			
Minuartia biflora	а-ал	цирк			8	33		29			
M. verna subsp. *glacialis*	»	»		8		8	8	14			
Ranunculus pygmaeus	мет-а	»			8	8					
R. sulphurens	а-ал	≈цирк			8	8					
Draba fladnizensis	»	»				8	8	17			[100]
D. sibirica	а-бор	>аз		8	8	8	8				

ТАБЛИЦА 9 (*продолжение*)

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м								
			300	400	500	600	700	800	900	1000	>1000
Saxifraga bronchialis subsp. *spinulosa*	га-монт	аз			8	25	8		14		
S. cernua	а-ал	е-аз-ам				17					
S. cespitosa	»	цирк		8	8			8	14		
S. hyperborea	мет-а	амф-атл			8						
Potentilla gelida	(а)ал	(е)аз			8	8				50	
Dryas punctata	мет-а	е-аз-ам				8		8			
Veronica alpina	а-ал	амф-атл	8	8		8	8				
Pedicularis lanata subsp. *dasyantha*	а	(е)сиб				17					
Pinguicula alpina	мет-а	сиб-е		8		8					
Erigeron uniflorus subsp. *borealis*	ал-мет-а	амф-атл				8	8				
E. eriocalyx	а-ал	(е)сиб			8						
E. eriocephalus	а	≈цирк			17						
Gnaphalium supinum	а-ал	амф-атл + аз				8					
Petasites sibiricus	»	с-аз				8	8				
Senecio aurantiacus	га	аз		8	8	8	8				
Taraxacum arcticum	а	е-аз				8					

эта подгруппа арктоальпийская и арктическая, по типологическому составу ареалов — циркумполярная и амфирегиональная. Главный геоэлемент — арктоальпийский, 17 таксонов (45 %); арктических видов несколько меньше — 15 (37 %), в том числе 8 метарктических видов и 7 собственно арктических. Еще заметно участие бореального элемента (2 гипоаркто-бореальных таксона и 2 арктобореальных). Гипоарктических видов 2, гипоаркто-монтанных — один. Среди типов ареалов господствует циркумполярный — 15 таксонов (39.5 %). Следующее за ним место по численности делят типы азиатский с 8 таксонами (21 % : 5 собственно азиатских и 3 евразиатских) и амфиатлантический (6, 16 %). Сравнительно с предыдущей подгруппой несколько меняются ролями типы преимущественно европейский (3) и связанный с Сев. Америкой (4).

Верхний (лугово)тундровый пояс, в котором сосредоточиваются виды подгруппы VII-4 (табл. 10), в исследованной части Полярного Урала выражен менее четко, чем, например, в горах Бырранга. В подгруппе 14 видов, как правило не спускающихся ниже 700 м с максимумом распространения около 800 м. Три вида заходят выше. Состав группы преимущественно арктический, с 3 арктоальпийцами; высокоширотных видов 12. Из них арктических 9 (64 %). Преобладают собственно арктические (4) и метарктические виды (4); появляется высокоарктический субэлемент — *Deschampsia brevifolia*. Удивительно участие на этих высотах переходной формы *Senecio integrifolius* — *S. tundricola* и аркто-гипоарктической *Arnica iljinii*. В наборе ареалов почти равное участие имеют типы циркумполярный (5 видов, 36 %), тип с американскими связями (также 5) и азиатский тип (4 вида). Есть один вид (*Luzula arcuata*) с амфиокеаническим типом ареала.

Следовательно, подгруппа VII-4 почти целиком арктическая. Типологический состав ареалов неоднороден и главная его особенность — преобладание видов, представленных также в Сев. Америке и согосподствующих с циркумполярными (по 5 видов). Чуть меньше видов преимущественно азиатских.

ТАБЛИЦА 10

VII высотно-ценотическая группа, 4-я подгруппа — растения верхней части (лугово)тундрового пояса

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м						
			400	500	600	700	800	900	1000
Dryopteris fragrans	а-ал	с-аз-ам				8			
Deschampsia brevifolia	выс-а	(е-аз)ам				8		29	
Carex misandra	мет-а	цирк					8		
Luzula arcuataconfusa	а	амф-ок				8			
L. wahlenbergii	»	цирк					8		
Minuartia macrocarpa	мет-а	аля-аз					8		
Draba pauciflora chyphyllum	а	цирк				8	8	14	50
Saxifraga sp. Sect. Trachyphyllum	мет-а	ам-в-аз					8		
S. foliolosa	а-ал	цирк					8		
S. oppositifolia	мет-а	»					8		
Dryas × *vagans*	а	е-сиб					8		
Arnica iljinii	а-га	аз + ев					8		
Senecio integrifolius tundricola	а-б	е-аз				8			
Crepis chrysantha	а-ал	(в-е)аз	8		8	8	8	14	50

Небольшая подгруппа VII-5 (растения (лугово)тундрового пояса, имеющие гиатус распространения в средней части склонов (8 таксонов, табл. 11)) — аналог соответствующих групп на Колымском хр. (Куваев, 1986) и в горах восточной Камчатки (Куваев, 1993). На Полярном Урале она выражена нечетко.

Географо-генетически подгруппа однородна: в ней господствуют высокогорные и высокоширотные виды. Первые представляет альпийская *Rhodiola quadrifida*. Среди вторых преобладают арктоальпийцы (6 видов) с участием одного арктического подвида — *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum*. Напротив, набор типов ареалов очень разнообразен: перевес за таксонами с широкими ареалами. Циркумполярных видов два, амфиатлантический один (*Juncus trifidus)*, амфиокеанический также один (*Epilobium alpinum*). На этих широтах сравнительно узкий урало-европейский ареал имеет только более высокоарктическая *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum*.

ТАБЛИЦА 11

VII высотно-ценотическая группа, 5-я подгруппа — растения (лугово)тундрового пояса, выклинивающиеся в средней части склонов

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м								
			200	300	400	500	600	700	800	900	1000
Arctagrostis latifolia	а-ал	цирк	33		17	17	8		8		
Juncus trifidus	»	ам-атл	17			8	8				
Salix nummularia	»	е-аз		8	25		8	17	25	14	[50]
Cerastium regelii subsp. *caespitosum*	а	ур-е						17		14	
Rhodiola quadrifida	ал	аз		8			8	8			
Sibbaldia procumbens	а-ал	≈цирк		8			8	17			
Epilobium alpinum	»	амф-ок			8					14	
Senecio resedifolius	»	ам-аз		8	8	8			17	14	[50]

Если на Камчатке и Колымском хребте гиатус в соответствующих группах вызван конкурентными отношениями с *Pinus pumila* и *Alnus fruticosa* s. l., а в горах Бырранга, видимо, гидрологическими особенностями горного профиля (Куваев, Воропанов, 2005), то на Полярном Урале причины его возникновения менее понятны. Размещение гиатуса на профиле неопределенно: чаще он приурочен к 400—500 м, но может быть и на 300, и на 800 м; размеры его также неопределенны — от 100 до 400 м по вертикали. Пока объяснить причины его образования и формирования подгруппы VII-5 в (лугово)тундровом поясе не удается даже предположительно. Ясно лишь, что это явление, свойственное наиболее северным горам.

Следовательно, самая большая ВЦГ, (лугово)тундровая, включает в себя 114 таксонов. Она делится на 5 подгрупп.

Первая подгруппа включает виды, легко мирящиеся как с открытыми (лугово)тундровыми местообитаниями, так и местообитаниями под пологом леса, а обычно растущие и в подгольцовых кустарниках; при достаточном разнообразии она не содержит ни одного вида *Asteraceae*. Растения второй подгруппы, одной из наиболее крупных, хорошо переносят нахождение под пологом ольховника, но не выдерживают конкуренции с деревьями; среди господствующих арктоальпийских видов здесь еще сохраняются бореальные и гипоарктические виды; из типов ареалов здесь, как в большинстве подгрупп, преобладают циркумполярные. Самая крупная подгруппа (3) практически связана только с открытыми (луго)тундрами в интервале 400—800 (900) м; в ней уже много арктических видов, но участие бореальных и гипоарктических видов сильно сокращается. Четвертая подгруппа верхнего отдела лесотундр выражена не особенно четко: преобладают арктические виды, не спускающиеся ниже 700 м; эта подгруппа переходна к VIII ВЦГ — растениям гольцовых пустынь. Пятая подгруппа (8 таксонов) — ослабленный аналог соответствующих групп, более выраженных на Колымском хребте и на восточной Камчатке.

В общем, VII группа очень напоминает соответствующую группу в горах Бырранга на Таймыре.

Видов ***VIII группы***, для которых основной стацией можно считать ***гольцовые пустыни***, насчитывается 9 (табл. 12), из них 3 — *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga nivalis, Acomastylis glacialis* — спускаются вниз до 500 (400) м и представляют

ТАБЛИЦА 12

VIII высотно-ценотическая группа — растения пояса гольцовых пустынь (включая заходящие в нижние пояса)

Название растения	Геоэлемент	Тип ареала	Высота над ур. м., м							
			400	500	600	700	800	900	1000	>1000
Huperzia arctica	а	цирк			17	17	25	29		
H. petrovii	га	»			8	17	17			
Cochlearia arctica s. l.	а	→цирк				8	8		[100]	
Cardamine bellidifolia	а-ал	»	8	8	33	67	58	57	[50]	[100]
Draba pseudopilosa	а	аля-в-аз					8	14		
Arabis petraea	а-га	(е)аз				8				
Saxifraga nivalis	а-ал	цирк		8			25	14	[50]	
Potentilla hyparctica	а-хгп	»							[50]	
Acomastylis glacialis	мет-а	ам-аз		8	8	17	33	29	[50]	[100]

особую подгруппу VIIIa. Основные же виды этой группы селятся на соответствующих обитаниях на высотах 700—800 м и выше.

Группа на 60 % арктическая (5 видов, из них 3 собственно арктические, один метаарктический (*Acomastylis glacialis)* и один вид (*Potentilla hyparctica*) приурочен в данных условиях к гольцовым пустыням). Три вида арктоальпийские — *Huperzia petrovii*, *Cardamine bellidifolia, Saxifraga nivalis*. Странно участие аркто-гипоарктического элемента в лице *Arabis petraea*. Среди типов ареалов преобладает циркумполярный (7 видов, 70 %). Сохраняют свою роль и виды с американскими связями (*Draba pseudopilosa, Acomastylis glacialis*). Более узким (евр)азиатским ареалом обладает только *Arabis petraea.*

В общем характер самой высокогорной на профиле Полярного Урала группы растений гольцовых пустынь вполне предсказуем: господство арктического элемента при соучастии арктоальпийского; в типологическом составе ареалов — циркумполярного типа при стойком участии азиатско-американского. Подгруппа видов с захождениями в нижние пояса (3 вида) намечена, но обособлена недостаточно — ее виды заходят ниже большинства только на 100 (200) м над ур. м.

Заключение

Ранее основные исследования по высотному распределению растений велись нами в субарктических и более южных областях. Данная статья представляет материалы по «умеренному» Заполярью; ранее изложены результаты по территории (горы Бырранга), более соответствующей высокой Арктике (Куваев, Воропанов, 2005). Даем предварительные сопоставления.

Высотное распределение видов очень зависит от ботанико-географической поясности, определяемой климатом. Количество поясов на Приполярном Урале (63°53′—64°38′—65°06′—65°44′ с. ш.) принято за 4 (Куваев, 1952), на Полярном Урале (66°33′—67°31′ с. ш.) в зависимости от района исследований от 4 (р. Собь) до 3 (р. Лонгот-Юган), в горах Бырранга (74°11′—74°31′ с. ш.) — 3. Закономерному сокращению количества поясов соответствует сокращение числа высотно-ценотических групп (ВЦГ): Приполярный Урал — 9, Полярный Урал — 8, горы Бырранга — 7.

При приближении к полюсу меняется распределение видового богатства флоры. На Приполярном и Полярном Урале низшим уровням, занятым долинами, соответствует отрицательное действие температурных инверсий; соответственно разнообразие флоры в долинах падает, а пик приходится на более благоприятные части склонов умеренной высоты, где из-за тех же инверсий воздух и почвы теплее. В более высокоарктических областях (горы Бырранга) местный климат меняется; для растений становится благоприятнее климат речных долин и максимум флористического богатства сосредоточивается на их днищах (табл. 13).

На Приполярном Урале очень благоприятен для высших растений верхний предел древесной растительности, с чем связано усиление пика флористического богатства. На Полярном Урале положительную экологическую роль вместо отсутствующих древесных сообществ этого предела принимают на себя ольховники (*Alnus fruticosa*) и ивняки (*Salix glauca, S. lanata*). Флористическая насыщенность в них также высокая, но выражена менее резко.

На Приполярном Урале интенсивность оленеводческого использования не достигает исключительно высокой интенсивности; горные тундры ерниковые, кустарничковые, лишайниковые — более или менее сохраняют природный облик.

ТАБЛИЦА 13

Сравнение численности видов по высотным ступеням
в горах Полярного Урала и Бырранга

Полярный Урал

Высотные ступени над ур. м., м	Число видов	Доля от общего числа видов (319) в %
<200	113	33.8
200	104	31.1
300	**170**	50.9
400	154	46.1
500	130	38.9
600	102	30.5
700	95	28.4
800	70	21
900	38	11.4
1000	16	4.8
>1000	4	1.2

Горы Бырранга (Таймыр)

Высотные ступени над ур. м., м	Число видов	Доля от общего числа видов (314) в %
<100	**182**	58.0
100	143	45.2
200	123	39.2
300	99	31.5
400	85	27.1
400—500	64	20.4
>500	14	1.9

Примечание. Количество видов приводится без учета их повторяемости на других ступенях, что отражается и на процентном соотношении — сумма, % по ступеням не может равняться 100 %.

Полярный Урал подвергается летом более усиленному выпасу домашних и диких оленей вследствие открытости территории, пониженного количества гнуса из-за низких температур и прочего. Это ведет к олуговению и делихенизации тундр (Андреев, 1977; Андреяшкина, Троценко, 1979, и др.). Здешние сообщества высокогорий можно квалифицировать как (луго)тундры. Меняются состав и высотное распределение видов.

Одна из особенностей высотного распределения сосудистых растений в горах и арктического севера, и северо-востока — наличие ВЦГ растений, выклинивающихся в средних отделах тундрового пояса. Причины этого не всегда ясны и требуют дальнейшего изучения.

Суровость высокогорного климата в Заполярье вызывает особые соотношения между горными тундрами и холодными гольцовыми пустынями (ХГП). На обширных пространствах они сосуществуют: фрагменты ХГП в (лугово)тундровом поясе, вначале редкие и небольшие, с высотой становятся все более частыми и крупными, пока не смыкаются в «каменные глыбовые моря» (boulder field, block meer зарубежных авторов; см. также Гребенщиков, 1965, № 750). По альтиметрическим замерам на Полярном Урале выведена средняя граница тундр и ХГП — 710 м. Но это вынужденная условность: «чистые» (луго)тундры и ХГП разделяет переходная полоса с пределами от 500 до 900, т. е. 400 м по вертикали.

Экстремальность и своеобразие условий в Приполярье, Заполярье и северных высокогорьях вызывает особенности в формообразовательных процессах. Ранее характеризовалось пантопное формообразование (Куваев, 2000), впервые описанное, видимо, И. К. Пачоским (1910, 1925). Способность сосудистых растений эволюировать в условиях Крайнего Севера с образованием приспособленных к новой природной обстановке форм, заменяющих исходные на обширных пространствах ареала, прослеживается и на Полярном Урале. Это демонстрируют такие пары таксонов, как *Bistorta major—B. elliptica, Lycopodium annotinum—L. annotinum* subsp. *dubium, Calamagrostis neglecta—C. groenlandica.*

Другое явление, способствующее освоению новых территорий сосудистыми растениями в Заполярье и высокогорьях, — спонтанная гибридизация. Порождаемые ею гибридные формы способны проникать на территории с условиями, куда не могут проникнуть исходные формы (или одна из них). Такие гибриды получили название «сирот» (Weisen, orphans), поскольку их родительские формы (или одна из них) остались на исходной территории (Hillerman, 1975; Cherry, Duncan, 1983). Это явление наблюдалось нами, например, на Таймыре (Куваев, 2000). На Полярном Урале особенно часто гибридизируют ивы: встречаются гибриды *Salix arctica* × *nummularia, S. arctica* × *polaris, S. glauca* × *hastata, S. glauca* × *pulchra* и т. д. Отмечались гибриды *Senecio integrifolius* и *S. tundricola*: *S. integrifolius* — VI ВЦГ, высоты 200—400 м; *S. tundricola* — подгруппа VII 2, 400—700 (900) м; *S. integrifolius* × *tundricola* — подгруппа VII 4, 700 м. Однако гиатус в расселении родительских и гибридных форм на Полярном Урале выражен недостаточно: он становится отчетливее далее на север (горы Бырранга). Достаточного внимания этим явлениям мы не могли уделить по времени, это предмет дальнейших специальных исследований.

Благодарности

Благодарю В. В. Уткина (ЯОС) за содействие в организации и проведении экспедиционных работ, А. Н. Вострякова (тогда студент МВА им. К. И. Скрябина) за участие в маршрутах экспедиции, М. Г. Пименова (Ботанический сад МГУ), И. Н. Сафронову (БИН РАН), И. Н. Поспелова (ИПЭЭ РАН), Б. М. Когута и О. Ф. Смирнову (Почвенный институт им. В. В. Докучаева) за участие в оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н. Роль антропогенных факторов в развитии северных биогеоценозов // Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск, 1977. С. 17—26.

Андреев В. Н., Лесков А. И., Игошина К. Н. Оленьи пастбища и растительный покров Полярного Приуралья // Сов. оленеводство. 1935. Вып. 5. С. 171—406.

Андреяшкина Н. И., Троценко Г. А. Анализ некоторых антропогенных изменений в структуре и продуктивности тундрового фитоценоза // Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. 1979. Вып. 125. С. 75—79.

Белов А. В., Букс И. И., Карамышева З. В. и др. Растительность СССР. Карта 1 : 4 000 000. Минск, 1990.

Горчаковский П. Л. Растительность горных тундр Урала // Зап. Урал. Отд. Геогр. о-ва СССР. 1955. Вып. 2. С. 39—158.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 283 с.

Гребенщиков О. С. Геоботанический словарь. М., 1965. 227 с.

Куваев В. Б. Высотное распределение растительного покрова Ляпинского Урала: Дис. ... канд. б. н. М., 1952. 525 с.

Куваев В. Б. Закономерности высотного распределения растений на Приполярном Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск, 1980. С. 35—73.

Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария. М., 1985. 78 с.

Куваев В. Б. Особенности высотного распределения флоры в районах с приморским и континентальным климатом Магаданской области (Колымский хребет) // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 61—65.

Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений в горах Кроноцкого заповедника (Восточная Камчатка) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 25—48.

Куваев В. Б. Особенности формообразования у растений в субарктических горах и арктической зоне // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 5. С. 53—59.

Куваев В. Б., Воропанов В. Ю Высотное распределение сосудистых растений в бассейне р. Большая Ботанкага (западная часть гор Бырранга, Таймыр) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 633—654.

Пачоский И. К. Основные черты развития флоры юго-западной России // Зап. Новоросс. о-ва ест. Прилож. к 34 т. Херсон, 1910. 430 с.

Пачоский И. К. Ареал и его происхождение // ЖРБО. 1925. Т. 10. № 1—2. С. 135—138.

Сочава В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Тр. Бот. муз. АН СССР. 1927. Вып. 21. С. 1—78.

Станюкович К. В. Растительность высокогорий СССР. Ч. 1. Тр. СОПС АН Тадж. ССР. Т. 1. Сталинабад, 1960. 169 с.

Станюкович К. В. Географические закономерности распределения высокогорной растительности в горах Советского Союза (Северной Евразии) // Высокогорная Геоэкология. М., 1976. С. 20—22.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Эктова С. Н. Изменение разнообразия и фитоценотической роли лишайников в горных тундрах Полярного Урала под воздействием выпаса северных оленей / Автореф. дис. канд. б. н. Екатеринбург, 2004. 23 с.

Baker H. G. Hybridization and natural gene-flow between higher plants // Biol. Rewiews of the Cambr. Philosoph. Soc. 1951. Vol. 26. N 3. P. 302—337.

Cherry J. P., Duncan N. Adopting a horticultural orphan // Agricult. Res. US Departm. Agricult. Res. Serv. Washington. IV 1983. Vol. 31 (10). H. 7.

Hillerman F. Aerangis calligerum — story of an Orchid orphan // Amer. Orchid-Soc. Bull. XII. 1975. P. 1068—1069.

Lid J., Lid D. T. Norsk flora. 6. utgave ved R. Elven. Oslo, 1994. 1016 p.

Swink F., Hall M. T., Hess M. J. Orphans in the plant world: examples of monotypic families *Ginkgo biloba, Cercidiphyllum japonicum* etc. // Morton Arboretum. Summer 1978. Vol. 14 (2). P. 26—32.

Welsh S. L. Anderson's Flora of Alaska and adjasent parts of Canada. Brigham Young University Press, Provo, Utaha. 1974. 724 p.

SUMMARY

The area of Polar Urals, embracing the mountains in the Sob' and the Longot-Yugan river basins, was studied in 1976 with the aim to specify the system of altitudinal zonality. Five belts were revealed: 1 — vegetation of grading river valleys, up to 165 m above sea level; 2 — belt of woody plants, (100) 165—300 (380) m; 3 — belt of subalpine tall shrubs (*Alnus fruticosa*, etc.), (230) 300—400 (495) m; 4 — belt of (meadow) tundra, (400) 465—520 (710) m; 5 — belt of cold alpine deserts (CAD) represented by tundra-desert transitional zone to 400 m in altitude; the lower boundary of CAD is situated conditional at ca. 710 m. Eight altitudinal-coenotic groups (ACG) have been distinguished: I — plants of valley habits, 21 taxa; II — plants of woody belt, 33 taxa; III — plants of woody belt and alpine tall shrubs, 41 taxa; IV — plants of forest belt and of (meadow) tundra, 31 taxa; V — altitudinal ubiquists, 13 taxa; VI — plants of subalpine shrubs, 57 taxa; VII — plants of (meadow) tundra with 5 subgroups, in total 114 taxa; VIII — plants of alpine deserts, 9 taxa. 319 taxa have been analysed in terms of their altitudinal distribution. The available versions of taxa speciation — pantopic and hybridization ones — have been marked; spontaneous hybrids («orphans») can be observed in the areas towards the North Pole and mountain summits further ahead than their parent forms.

УДК 581.522:582.736 (571.151)

© И. Ю. Селютина, Е. С. Черкасова, Н. А. Карнаухова

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКОГО ВИДА *GUELDENSTAEDTIA MONOPHYLLA* (*FABACEAE*) В ЦЕНТРАЛЬНОМ АЛТАЕ

I. Yu. SELYUTINA, E. S. CHERKASOVA, N. A. KARNAUKHOVA.

THE STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF A RARE SPECIES *GUELDENSTAEDTIA MONOPHYLLA* (*FABACEAE*) IN THE CENTRAL ALTAI

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383)330-19-86
E-mail: inessa@csbg.nsc.ru

Поступила 21.11.2007

Изучены онтогенез и структура ценопопуляций центральноазиатского эндема *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. в 5 фитоценозах Центрального Алтая. В результате установлено, что невысокая семенная продуктивность, большая элиминация проростков, ювенильных и имматурных особей, длительный прегенеративный период (до 20 лет) обусловливают низкие темпы самовозобновления этого вида.

Ключевые слова: *Gueldenstaedtia monophylla*, онтогенез, онтогенетическая структура, семенная продуктивность, морфологические признаки.

Гюльденштедтия однолистная (см. таблицу-вклейку) — *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. (сем. *Fabaceae* Lindl.) — травянистый многолетник с розеточными моноподиально нарастающими поликарпическими побегами и стержнекорневой системой, имеющий запасающее утолщение. Факультативный петрофит, растет на скалах и каменисто-щебнистых склонах в степном поясе растительности. Этот вид с дизъюнктивным ареалом встречается в горно-степном поясе в Центральном, реже Юго-Восточном Алтае, Туве, Монголии (Намзалов, 1986; Пяк, 2003; Zhu, 2004).

По мнению А. И. Пяка (2003), *G. monophylla* имеет специфичный ареал, охватывающий аридные низкогорья и среднегорья Центральной Азии. Характер ареала, представленного часто изолированными, значительно удаленными друг от друга участками, по предположению автора, говорит о том, что эти местообитания — «сильно обедненные дериваты древней нагорно-ксерофитной растительности, которые господствовали здесь на сухих горных склонах до плейстоценового похолодания». Основной участок ареала находится в Центральном Алтае и все современные местонахождения вида сосредоточены близ границы четвертичного оледенения (Красная книга РСФСР, 1988).

Этот древний вид — эндем Центральной Азии — в Центральном Алтае представлен небольшим числом популяций, имеющим тенденцию к сокращению (Редкие и исчезающие..., 1980). Гюльденштедтия однолистная внесена в Красные книги СССР (1984) и РСФСР (1988), где имеет статус 3 (R), редкий вид. В региональные сводки (Красная книга Республики Алтай, 1996; Красная книга Республики Тыва, 2002) данный вид внесен в статусе 2 (U) — уязвимый таксон.

С целью выяснения эколого-биологических особенностей, служащих причиной «редкости» гюльденштедтии однолистной, нами проводилось изучение онтогенетической структуры ценопопуляций, морфологической изменчивости и семенной продуктивности вида в 5 местообитаниях в Онгудайском р-не Республики Алтай.

Материалы и методы

Изучение ценопопуляций гюльденштедтии однолистной проводили по Программе и методике наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР (1986). Семенную продуктивность определяли по методике И. В. Вайнагия (1973, 1974). При выделении возрастных состояний придерживались общепринятой методики (Ценопопуляции..., 1988). Возраст особей определяли путем подсчета листовых остатков, которые достаточно хорошо сохраняются на неразрушенных участках каудекса. В качестве счетной единицы использовали особь.

Было проведено определение онтогенетического состояния и измерение морфологических параметров у 434 живых особей в 5 ценопопуляциях. В качестве критериев выделения возрастных состояний нами приняты такие признаки, как наличие семядолей, строение листьев и их число, начало утолщения корня, начало образования каудекса, соотношение процессов нарастания и разрушения в каудексе, а также число вегетативных и генеративных побегов.

Для определения возрастных состояний выкапывали не более 5 особей каждого возрастного состояния, как рекомендовано в работе И. И. Гуреевой и Е. Е. Тимошок (2001). В остальных случаях для уточнения принадлежности особи к определенному возрастному состоянию каудекс растений освобождали от грунта на глубину 1—30 см с последующей прикопкой. При анализе структуры ценопопуляций вычисляли индекс восстановления $I_в$ (Жукова, 1987) и индекс старения $I_с$ (Глотов, 1998). Все морфометрические данные были обработаны статистически (пакет программ EXCEL).

Изучение ценопопуляций проводили в Онгудайском р-не Республики Алтай в течение лета 2005 г. Все ценопопуляции описаны в петрофитных вариантах степей, расположенных в лесостепном и лесном поясах растительности (750—850 м над ур. м.) на склонах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиции крутизной до 30°.

Ценопопуляция (ЦП) № 1. Окрестности природно-хозяйственного предприятия «Чуй-Оозы» в 3 км от устья р. Чуя. Закустаренная ковыльно-ирисово-осочковая степь со скальными выходами на юго-восточном склоне крутизной до 30° на высоте 840 м над ур. м. В составе фитоценоза отмечено 17 видов цветковых растений (общее проективное покрытие около 30 %). Доминируют *Carex supina* Willd. ex Wahlenb. (5 %), *Iris potaninii* Maxim (5 %). С проективным покрытием (ПП) 3 % представлены *Stipa capillata* L., *Artemisia frigida* Willd., и *Potentilla acaulis* L. Кустарниковый ярус (проективное покрытие (ПП) 5 %) представлен *Brachanthemum baranovii* (Krasch. & Poljak.) Krasch., *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Spiraea trilobata* L. и *Pentaphylloides parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Sojak., 1—2 % — *Gueldenstaedtia monophylla*. ПП около 1 % у следующих видов: *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.), *Polygala tenuifolia* Willd., *Erysimum canescens* Roth. и др.

ЦП № 2. Устье р. Чуи, правый берег реки. Закустаренная осочково-злаково-разнотравная степь на склоне юго-западной экспозиции крутизной 30°, 800 м над ур. м. В травянистом покрове насчитывается 26 видов (покрытие 50 %). Доминируют с ПП 7 % *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis*, с ПП 5 % — *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Festuca vallesiaca* Gaudin, *Carex duriuscula* C. A. Mey. Кустарниковый ярус представлен *Caragana pygmaea*, *Spiraea trilobata* и *Berberis sibirica* Pall. (5 %). Около 1 % составляет ПП *Iris potaninii*, *Orostahys spinosa* (L.) C. A. Mey., *Polygala tenuifolia*, *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Allium glaucum* Schrader. ПП *Gueldenstaedtia monophylla* — 1—2 %.

ЦП № 3. Устье р. Аргут, правый берег р. Аргут, в 7 км от с. Инегень. Разнотравная степь на каменистом склоне со скальными выходами южной экспозиции, крутизной до 15—20°, на высоте 820 м над ур. м. В составе фитоценоза 30 видов цветковых растений, общее ПП — 40 %. Доминируют с ПП 5 %: *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn., *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. & Serg., с ПП 2 % участвуют *Dracocephalum bungeanum* Schischk. & Serg., *Gueldenstaedtia monophylla*, *Polygala sibirica* L., *Agropyron pumilum* P. Candargy. Кустарники *Caragana pygmaea*, *Spiraea trilobata* и *Berberis sibirica* имеют ПП до 3 %. Около 1 % составляет ПП *Carex supina*, *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Centaurea sibirica* L. В составе данного фитоценоза отмечены растения, занесенные в Красную книгу РСФСР (1988) и Красную книгу Республики Алтай (1996): *Euphorbia rupestris* C. A. Mey., *Allium vodopjanovii* Friesen, *Astragalus stenoceras* C. A. Mey., *Astragalus macroceras* C. A. Mey.

ЦП № 4. Окрестности с. Малый Яломан, левый берег р. Малый Яломан, в 5 км от устья. Разнотравная степь с *Caragana pygmaea* на каменистом склоне южной экспозиции, крутизной до 15—20°, на высоте 840 м над ур. м. Травяной покров представлен 20 видами, общее ПП — 25 %. Преобладают *Artemisia frigida* (5 %), *Potentilla acaulis* (3 %). С ПП 2 % участвуют *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Thymus mongolicus*, *Orostahys spinosa* (L.) C. A. Mey., *Caragana pygmaea*, *Gueldenstaedtia monophylla*, *Stipa orientalis* Trin., *Carex supina*.

ЦП № 5. Левый берег р. Большой Ильгумень, близ устья. Сильно закустаренная разнотравно-злаковая степь, с выходами камней на склоне юго-восточной экспозиции крутизной 20—25° на высоте 750 м над ур. м. В составе фитоценоза 26 видов, общее проективное покрытие составляет 40 %. В травяном покрове с ПП 3—5 % участвуют *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *Koeleria cristata*, *Carex supina*, *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida*. Кустарниковый ярус представлен *Caragana pygmaea*, *Cotoneaster melanocarpus* M. Pop., *Berberis sibirica*, *Spiraea trilobata, S. hypericifolia* L. с ПП 5 %. Около 1 % составляет ПП *Polygala tenuifolia*, *Gueldenstaedtia monophylla*, *Patrinia sibirica*, *Bupleurum bicaule* Helm, *Iris potaninii*, *Euphorbia latifolia* C. A. Mey.

Результаты и обсуждение

Биоморфология и онтогенез данного вида достаточно подробно описаны И. И. Гуреевой и Е. Е. Тимошок (2001). Были детально охарактеризованы онтогенетические особенности растений прегенеративного периода, а также g_1 и g_2 возрастных состояний. Авторы отмечают, что признаки старения у *G.monophylla* выражены слабо. Нами же было отмечено, что группа особей, по ряду признаков относящихся к виргинильному состоянию, при более детальном изучении (раскопка верхнего слоя почвы и подсчет листовых остатков, оценка состояния осей каудекса — у старых особей они рыхлые на ощупь и покрыты многочисленными остатками листьев и шелушащейся корой) может быть отнесена к субсенильному или сенильному возрастным состояниям. Доля особей постгенеративного периода может быть достаточно большой (до 28 %) в неблагоприятных условиях существования, например при чрезмерном выпасе скота.

В годы с неблагоприятными метеорологическими условиями (поздние заморозки, засуха) в период вегетации достаточно велика группа временно нецветущих особей (до 20.6 %). По уровню жизненности особи одной возрастной группы в различных местообитаниях достаточно сильно различаются, исключение составляют только растения сенильного состояния. Следует также отметить, что, несмотря на различия в морфометрических параметрах, онтогенез *G. monophylla* однотипен в различных ценопопуляциях. Все полученные данные по онтогенетическим состояниям мы суммировали в табл. 1—3.

Ценопопуляции *G. monophylla* отличаются низким ПП (1—3 %) и невысокой плотностью особей на учетных площадках. Так, максимальные значения плотности (18.7 шт./м^2, при варьировании числа особей от 6 до 26) отмечены в условиях разнотравно-злаковой степи (р. Бол. Ильгумень, ЦП № 5). Средняя плотность составляла от 15 до 11.7 шт./м^2 (ЦП № 2, 3, 4). В условиях закустаренной ковыльно-ирисово-осоковой степи (Чуй-Оозы 1, ЦП № 1) была отмечена минимальная плотность особей — 8.4 шт/м^2 (при варьировании от 1 до 26 особей на учетную площадку 1м^2).

Все ЦП дефинитивные, с центрированным типом спектра, из них только ЦП № 1 и 3 полночленные. Жизнеспособность ценопопуляций поддерживается за счет длительности жизни растений и большой продолжительности генеративного периода. Характерной чертой онтогенетических спектров является преобладание группы генеративных особей (43—70 % от общего числа особей) и достаточно высокой доли особей прегенеративного периода, которые составляют 25—34 % (см. рисунок). Более всего подвержено изменениям число особей постгенеративного периода, в изученных ценопопуляциях оно колеблется от 2 (ЦП № 2) до 28 % (ЦП № 5).

Среди особей прегенеративного периода наблюдается явное преобладание виргинильных (13—26 %) над ювенильными (1—9 %) и имматурными (3—12 %). В нескольких ценопопуляциях отсутствуют ювенильные особи (ЦП № 2, 4, 5). На наш взгляд, небольшой вклад ювенильных и имматурных особей связан с их низкой жизнеспособностью в условиях избыточного выпаса или при высокой задернованности почвы, в нашем случае также являющейся следствием перевыпаса. На перевыпас указывает преобладание в фитоценозе таких видов, как *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida* и *Carex duriuscula*. Виргинильные особи обладают достаточной мощностью для того, чтобы противостоять резким изменениям окружающей среды. Они достаточно конкурентоспособны и вследствие этого их доля в 2 и более раз превышает долю особей остальных возрастных состояний прегенеративного периода.

Особи молодого генеративного состояния (g_1) преобладают в ЦП № 2, в ЦП № 1 и 5 больше доля средневозрастных растений. Для онтогенетического спектра ЦП № 3, 4 характерен высокий процент g_3-особей. В условиях интенсивного выпаса (ЦП № 4, 5) число субсенильных и сенильных особей в среднем в 4 раза больше, чем при умеренном пастбищном использовании в ЦП № 1, 3 (18—28 против 2—10 %). По небольшому проценту постгенеративных особей (в слабо нарушенных местообитаниях) можно судить о том, что особи данного вида длительно пребывают в g_3 -состоянии.

Важными популяционными параметрами являются индекс возобновления ($I_в$) (Жукова, 1987) и индекс старения (I_c) (Глотов,1998). Первый отражает долю подроста, второй — долю участия состарившейся фракции в общей выборке. Для оценки интенсивности самоподдержания популяций рассчитывали индекс возобновления

$$I_в = (p + j / g) \cdot 100\ \%,$$

где p — число проростков на 1 м^2; j — число ювенильных растений I_c на 1 м^2; g — число генеративных растений на 1м^2.

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика возрастных состояний прегенеративного периода

Возрастное состояние и маркирующие его признаки	Возраст, лет	№ ЦП	Высота вегетативного побега	Диаметр каудекса	Длина листа с черешком	Длина листовой пластинки	Ширина листовой пластинки	Число листьев
Проростки (*p*) — растения до 1.2 см выс., с гипокотилем 1.1—1.7 см дл. Два горизонтально отклоненных семядольных листа 4—5 мм дл. и 1—2 мм шир., продолговатой формы. Первые настоящие листья (1—3), длинночерешковые, растут вертикально или косо вверх. Листовые пластинки округло-сердцевидные. Корень стержневой, до 5.5 см дл.	1	3	1.20 ± 0.03	—	1.03 ± 0.17	0.45 ± 0.03	0.25 ± 0.03	1.25 ± 0.10
Ювенильные растения (*j*) с розеточным побегом, имеющим 2—4 длинночерешковых листа с округло-сердцевидной листовой пластинкой, длина листа примерно равна его ширине. Главный корень углубляется до 13 см, диаметр главного корня у основания 0.13 см	2—7	1	2.70*	—	2.30	0.95	0.95	2
		2	—	—	—	—	—	—
		3	3.84 ± 0.67	—	2.88 ± 0.38	1.20 ± 0.14	1.40 ± 0.20	4.50 ± 0.80
		4	1.57 ± 0.03	—	1.20 ± 1.10	0.72 ± 0.03	0.70 ± 0.09	2.67 ± 0.33
		5	—	—	—	—	—	—
Имматурные растения (*im*) с розеточным побегом первого порядка, с 4—5 длинночерешковыми листьями. Листовая пластинка имеет несколько большие размеры, чем у ювенильных растений. Основание побега окружено остатками листьев прежних лет. Диаметр корня 0.3 см; длина 18 см; на нем появляется хорошо заметное утолщение	8—17	1	3.10 ± 0.34	0.2 ± 0.02	2.48 ± 0.23	1.11 ± 0.08	1.27 ± 0.11	
		2	2.86 ± 0.29	0.23 ± 0.04	2.25 ± 0.16	1.17 ± 0.09	1.43 ± 0.56	3.38 ± 0.32
		3	4.30 ± 0.87	0.39 ± 0.08	3.76 ± 0.50	1.26 ± 0.20	1.60 ± 0.33	3.33 ± 0.89
		4	2.33 ± 0.22	0.17 ± 0.03	1.89 ± 0.12	1.02 ± 0.07	1.23 ± 0.08	3.20 ± 0.33
		5	4.25 ± 0.25	0.25	2.86 ± 0.43	1.14 ± 0.22	1.22 ± 0.26	3.50 ± 1.50
Виргинильные растения (*v*) с хорошо развитым каудексом, утолщение на корне становится более мощным. Корни с поперечными морщинами, что говорит об их контрактильной способности. Каудекс постепенно втягивается в почву и утолщается до 0.4 см. Формируется 5—6 листьев взрослого типа	14—21	1	4.36 ± 0.20	0.36 ± 0.03	3.33 ± 0.12	1.71 ± 0.05	2.03 ± 0.06	4.79 ± 0.25
		2	3.40 ± 0.15	0.32 ± 0.02	2.82 ± 0.10	1.47 ± 0.04	1.78 ± 0.05	4.64 ± 0.39
		3	5.13 ± 0.32	0.36 ± 0.03	4.14 ± 0.19	1.77 ± 0.07	2.33 ± 0.11	5.83 ± 0.47
		4	3.04 ± 0.19	0.22 ± 0.02	2.26 ± 0.09	1.33 ± 0.06	1.48 ± 0.06	4.63 ± 0.37
		5	4.00 ± 0.25	0.34 ± 0.04	3.26 ± 0.15	1.49 ± 0.07	1.81 ± 0.11	4.60 ± 0.34

ТАБЛИЦА 2

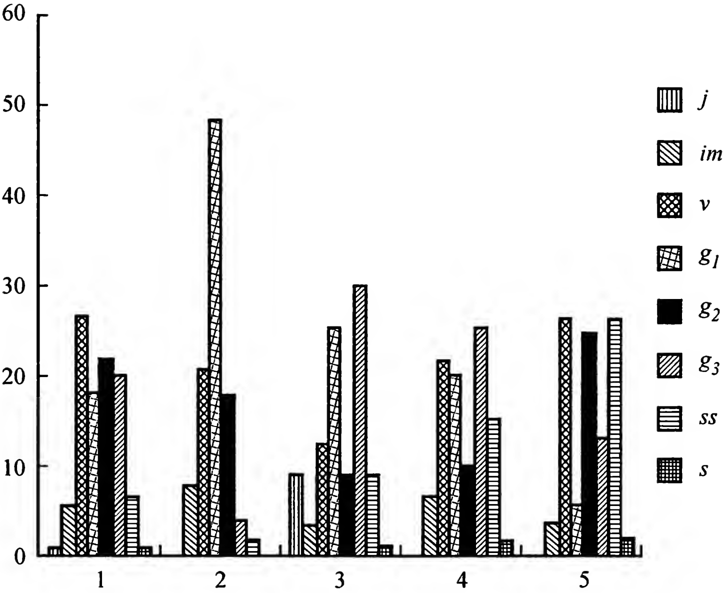
Морфологическая характеристика особей генеративного периода

Возрастное состояние и его маркирующие признаки	Возраст, лет	№ ЦП	Число побегов	Высота вегетативного побега	Высота генеративного побега	Диаметр каудекса	Длина листа с черешком	Длина листовой пластинки	Ширина листовой пластинки	Число листьев	Длина боба	Ширина боба
У молодых генеративных (g_1) растений 6—8 листьев взрослого типа. Каудекс 2-главый (крайне редко до 4 глав), крепкий, плотный, диаметром 0.4 см, погружается в почву на 2—3 см за счет контрактильной деятельности корня. Генеративных побегов 1—2	21—31	1	1—2	4.20 ± 0.26	5.86 ± 0.51	0.32 ± 0.03	3.40 ± 0.13	1.78 ± 0.07	2.07 ± 0.07	5.09 ± 0.49	1.77 ± 0.12	0.33 ± 0.02
		2	2—3	3.77 ± 0.12	5.77 ± 0.25	0.36 ± 0.02	2.81 ± 0.07	1.55 ± 0.03	1.90 ± 0.01	6.03 ± 0.29	2.04 ± 0.05	0.38 ± 0.04
		3	1—2	5.32 ± 0.17	5.5 ± 0.23	0.36 ± 0.03	4.09 ± 0.12	1.91 ± 0.04	2.50 ± 0.06	6.77 ± 0.38	2.18 ± 0.05	0.38 ± 0.11
		4	1	3.88 ± 0.24	4.6 ± 0.16	0.27 ± 0.02	2.75 ± 0.15	1.55 ± 0.05	1.87 ± 0.08	5.42 ± 0.47	1.67 ± 0.12	0.3
		5	1	4.60 ± 0.36	4.0 ± 0.17	0.47 ± 0.02	3.59 ± 0.31	1.91 ± 0.29	2.01 ± 0.15	6.33 ± 0.67	—	—
Средневозрастные генеративные растения (g_2) имеют многоглавый каудекс. Главы каудекса представляют собой моноподиально нарастающие боковые розеточные побеги, диаметр глав каудекса до 0.4 см. Генеративных побегов 3—7. Главный корень сильно развит и достигает длины 80 и более см	31—37	1	2—3	4.33 ± 0.21	6.17 ± 0.57	0.38 ± 0.03	3.32 ± 0.13	1.65 ± 0.05	1.93 ± 0.05	5.32 ± 0.19	2.1	0.35
		2	3—4	3.89 ± 0.18	5.81 ± 0.24	0.44 ± 0.02	3.05 ± 0.10	1.59 ± 0.04	1.98 ± 0.06	6.38 ± 0.42	1.89 ± 0.11	0.32 ± 0.04
		3	1—5	5.45 ± 0.21	6.7 ± 0.57	0.45 ± 0.03	4.46 ± 0.16	2.10 ± 0.06	2.84 ± 0.09	6.67 ± 0.53	2.01 ± 0.13	0.41 ± 0.01
		4	1—3	3.48 ± 0.60	4.6	0.25 ± 0.04	2.49 ± 0.25	1.39 ± 0.08	1.56 ± 0.11	5.00 ± 0.26	—	—
		5	1—3	4.19 ± 0.25	4.6 ± 0.32	0.5 ± 0.06	3.02 ± 0.13	1.47 ± 0.06	1.67 ± 0.07	5.84 ± 0.53	1.9 ± 0.09	0.37 ± 0.02
У старых генеративных растений (g_3) многоглавый каудекс с обособленными главами. На каудексе появляются полости, разрушенные участки от отмерших генеративных побегов. Генеративный побег один, очень редко два	35—53	1	3—4	3.31 ± 0.25	2.25 ± 0.95	0.38 ± 0.03	2.76 ± 0.11	1.52 ± 0.06	1.82 ± 0.07	5.52 ± 0.40	1.92 ± 0.16	0.38 ± 0.04
		2	3—4	2.40 ± 0.37	4.75	0.37 ± 0.05	2.11 ± 0.12	1.29 ± 0.09	1.52 ± 0.09	5.00 ± 0.93	1.4	0.2
		3	1—5	5.54 ± 0.14	5.5 ± 0.25	0.47 ± 0.02	4.53 ± 0.10	1.96 ± 0.04	2.46 ± 0.05	6.71 ± 0.38	2.29 ± 0.06	0.4 ± 0.01
		4	1—2	3.46 ± 0.23	4.2	0.35 ± 0.03	2.45 ± 0.11	1.43 ± 0.06	1.66 ± 0.06	5.13 ± 0.36	1.65	0.3
		5	1—3	3.45 ± 0.45	5.1	0.36 ± 0.45	2.48 ± 0.24	1.30 ± 0.09	1.58 ± 0.14	5.71 ± 0.61	2.3	0.45

ТАБЛИЦА 3

Морфологическая характеристика особей постгенеративного периода

Признаки, маркирующие возрастное состояние	Возраст	№ ЦП	Высота вегетативного побега	Число побегов	Длина каудекса	Диаметр каудекса	Длина листа с черешком	Длина листовой пластинки	Ширина листовой пластинки	Число листьев
Субсенильные особи — побеги только вегетативные розеточные с листьями взрослого и переходного типов. Каудекс с мертвыми участками, с полостями от отмерших побегов, партикулирует без интеграции на 1—3 партикулы	54—80	1	3.99 ± 0.46	2	4.29 ± 0.7	0.38 ± 0.05	3.03 ± 0.23	1.62 ± 0.08	1.97 ± 0.10	1.89 ± 0.93
		2	2.58 ± 0.17	2	2.3	0.3	2.16 ± 0.19	1.20 ± 0.10	1.66 ± 0.18	3.25 ± 0.48
		3	5.29 ± 0.29	1—4	4.19 ± 0.53	0.54 ± 0.06	4.55 ± 0.22	1.71 ± 0.10	2.11 ± 0.12	4.25 ± 0.65
		4	2.99 ± 0.25	1—2	5.04 ± 0.78	0.37 ± 0.06	2.25 ± 0.12	1.32 ± 0.07	1.46 ± 0.07	4.76 ± 0.39
		5	4.12 ± 0.21	1—2	5.88 ± 0.81	0.38 ± 0.04	3.07 ± 0.17	1.58 ± 0.08	1.82 ± 0.11	6.53 ± 0.77
Сенильные растения образуют одиночный розеточный вегетативный побег с 3—4 измельчавшими листьями почковидной формы. Отмершие главы каудекса частично сохраняются, они сильно разрушены. Партикуляция главного корня хорошо выражена, остается живой одна партикула	Продолжительность онтогенеза более 80 лет	1	—	1	2.3	0.2	1.5	0.7	0.8	2
		2	—	1	2.1	0.2	1.7	0.9	1.6	3
		3	—	—	—	—	—	—	—	—
		4	2.56 ± 0.60	1	2.2	0.3	2.20 ± 0.25	1.43 ± 0.11	1.70 ± 0.07	4.00 ± 1.00
		5	1.55 ± 0.25	1	1	0.15	1.28 ± 0.17	0.75 ± 0.10	0.95 ± 0.10	3.50 ± 0.50



Онтогенетические спектры ценопопуляций *Gueldenstaedtia monophylla* в Центральном Алтае.

По оси абсцисс — номера ценопопуляций (объяснения в тексте); по оси ординат — доля особей определенного возрастного состояния, %.

Индекс старения ($I_с$) рассчитывали по формуле

$$I_с = (M_{ss} + M_s) / (M_j + M_{im} + M_v + M_g + M_{ss} + M_s) \cdot 100\ \%,$$

где *M* — численность каждой возрастной группы.

Наличие проростков отмечено нами только в ЦП № 3. Достаточно высокое число особей прегенеративного периода (особенно проростков и ювенильных) и высокий индекс возобновления ($I_в = 40.5$) позволяют судить о том, что эта популяция успешно возобновляется в настоящее время. Возможностей для самоподдержания в ЦП № 3 значительно больше, так как в этом местообитании меньше выпас и больше влагообеспеченность. С меньшим успехом идет возобновление в ЦП № 1 ($I_в = 10$, т. е. в 4 раза меньше, чем в ЦП № 3), где отсутствуют проростки, но имеется небольшое количество ювенильных особей. В ЦП № 2, 4, 5 подсчет индекса возобновления невозможен из-за отсутствия проростков и ювенильных особей. Максимальных значений индекс старения ($I_с$) достигает в ЦП № 5 — 27.8 и ЦП № 4 — 16.7, где высока доля особей постгенеративного состояния, невысокие показатели индекса старения в ЦП № 1 (7.6) и ЦП № 2 (2.0), т. е. в ценопопуляциях *G. monophylla* при интенсивном пастбищном использовании нарушаются процессы возобновления и растения быстрее стареют.

Анализ семенной продуктивности в 5 ЦП (табл. 4) показал, что вариабельность числа семязачатков, приходящихся на один плод (коэффициент вариации 20.6 %), в 2.5 раза ниже вариабельности числа семян (53.5 %). Такие показатели семенной продуктивности, как количество семязачатков и семян на плод, незначительно отличаются (в 1.6—1.9 раза) в разных местообитаниях. Гораздо заметнее различия значений потенциальной семенной продуктивности (ПСП) — в 5.7 раза и реальной семенной продуктивности (РСП) — в 6.8 раза, что объясняется большой разницей в числе генеративных побегов и числе бобов на них у растений из различных цено-

ТАБЛИЦА 4

Семенная продуктивность особей *Gueldenstaedtia monophylla* в различных ценопопуляциях

№ ЦП	Число генеративных побегов	Число плодов на генеративный побег	Число семязачатков на завязь	Число семян на боб	ПСП, %	РСП, %	Процент семинификации, %
1	1	1.1 ± 0.1	13.6 ± 0.9	6.5 ± 0.8	14.96	7.15	47.8
2	1.1 ± 0.1	1.3 ± 0.1	13.9 ± 0.9	6.9 ± 0.8	19.88	9.87	49.7
3	2.5 ± 0.5	2.5 ± 0.4	13.7 ± 0.5	7.8 ± 0.3	85.63	48.75	56.9
4	1.9 ± 0.4	2.4 ± 0.5	8.6 ± 0.8	4.2 ± 0.9	39.22	19.15	48.8
5	1.4 ± 0.3	2 ± 0.5	12.1 ± 0.9	6.4 ± 0.8	33.88	17.92	52.9

Примечание. ПСП определялась путем умножения числа генеративных побегов на особь на число соцветий на побег на число цветков в соцветии на число семязачатков РСП — умножением числа генеративных побегов на особь на число бобов на побег и число семян в завязи.

популяций. Максимальные показатели семенной продуктивности отмечены в местообитании в окрестностях с. Инегень (ЦП № 3), где растения наиболее мощные и завязывается 48.8 семян на особь в среднем, а самые низкие (7.2 шт.) — в ценопопуляции Чуй-Оозы 1 (ЦП № 1). Процент семинификации достаточно высокий и колеблется от 47.8 до 56.9 %. В целом небольшое количество семян на одну особь (в среднем 20.6 шт.) и крайне низкая приживаемость проростков делают семенное размножение *G. monophylla* крайне затрудненным.

Таким образом, реликтовый характер и стенотопность изученного вида (строгая приуроченность к засушливым каменистым местообитаниям); небольшое число ценопопуляций в пределах дизъюнктивного ареала; небольшая численность популяций и низкая семенная продуктивность; большая элиминация проростков, ювенильных и имматурных особей служат причинами «редкости» *Gueldenstaedtia monophylla.*

Требуется проведение охранных мероприятий в природных местах обитания и введение в культуру данного вида. Считаем целесообразным создание генетического банка путем криоконсервации семян. В связи с ограниченным числом популяций *G. monophylla* и низкой численностью особей в них все популяции этого вида представляют значительный интерес для изучения генетической структуры вида и его интродукции.

Благодарности

Авторы выражают благодарность И. А. Артемову за помощь в определении видовой принадлежности растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» (проект № 11.13).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вайнагий И. В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 2. С. 287—296.

Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826—831.

Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146—149.

Гуреева И. И., Тимошок Е. Е. Онтогенез и структура ценопопуляций *Gueldenstaedtia monophylla* (*Fabaceae*) в Юго-Восточном Алтае // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 94—103.

Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9—19.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Красная книга Республики Алтай. Растения. Новосибирск, 1996. 130 с.

Красная книга Республики Тыва. Растения. Новосибирск, 2002. 149 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Изд. 2-е. Т. 2. 480 с.

Курбатский В. И. *Gueldenstaedtia* Fischer — Гюльденштедтия // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 151—152.

Намзалов Б. Б. Гюльденштедтия однолистная — *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 77—83.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.

Пяк А. И. Петрофиты Русского Алтая. Томск, 2003. 200 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 223 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Zhu X.-Y. A revision of the genus *Gueldenstaedtia (Fabaceae)* // Ann. Bot. Fennici. 2004. T. 41. P. 283—291.

SUMMARY

The ontogenesis, ontogenetic structure features and seed germination of *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch., the endemic rare species of Central Asian floristic region, was studied. Four periods and eight ontogenic stages are distinguished. The ontogeny duration is 80 years. As a result, the ontogenetic structure in different cenopopulations is found dependent on digression level. The low level of seed germination was recorded. The protection of *Gueldenstaedtia monophylla* in Central Altai is considered necessary.

УДК 581.46 : 582.734.4 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 9

© В. Н. Годин

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *POTENTILLA FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) В АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

V. N. GODIN. SEXUAL STRUCTURE OF *POTENTILLA FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) COENOPOPULATIONS IN THE ALTAY-SAYAN MOUNTAIN REGION

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: godin@ngs.ru
Поступила 21.05.2007
Окончательный вариант получен 10.01.2008

В лесостепном, лесном и высокогорном поясах изучена половая структура 154 ценопопуляций *Potentilla fruticosa* на территории пяти провинций Алтае-Саянской горной области. По половому спектру выделено 2 типа ценопопуляций *P. fruticosa*: мономорфные и гетероморфные. Мономорфные ценопопуляции преобладают в лесостепном поясе Центрального Алтая. Гетероморфные ценопопуляции по соотношению половых форм разделены на 7 групп. На поясно-высотном градиенте при увеличении высоты над уровнем моря отмечается усиление половой дифференциации ценопопуляций: мономорфные сменяются на гетероморфные. Аналогичной зависимости в провинции Кузнецкое нагорье не выявлено. Обсуждается значение вариабельности полового спектра для существования *P. fruticosa* и ее связи с эколого-географическими условиями произрастания.

Ключевые слова: половая структура, ценопопуляция, Алтае-Саянская горная область, *Potentilla fruticosa*.

Особи одного вида в пределах ценопопуляции (ЦП) неодинаковы по многим (морфологическим, биологическим и др.) признакам и разделяются на группы по абсолютному и биологическому возрасту, жизненности, половому типу, ритмам роста, темпам развития и другим реакциям на среду. Исследователи популяционной биологии стали уделять большое внимание онтогенетической и пространственной структуре ЦП растений разных жизненных форм (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции.., 1976, 1988, и др.). Как справедливо отмечает Е. И. Демьянова (1990), половая структура ЦП растений исследована в гораздо меньшей степени, что, вероятно, связано с двумя причинами. Во-первых, широко распространено неверное представление о низкой доле негермафродитных растений как в мировой, так и региональных флорах. Во-вторых, слабо разработана методика изучения этой стороны популяционной жизни растений.

Многими исследователями убедительно показано, что половая структура ЦП цветковых растений служит одной из биологических характеристик вида (Пономарев, Демьянова, 1975; Волкович, 1984; Демьянова, 1990; Тихонова, 2003, и др.). Под половой структурой ЦП цветковых растений понимают соотношение особей разных половых форм, т. е. соотношение особей с пестичными, тычиночными и обоеполыми цветками (Демьянова, 1990). Делают попытки выявить связь половой структуры с общим состоянием ЦП и ее основными характеристиками (численность, плотность, онтогенетический и виталитетный спектры) (Gender.., 1999). Широко обсуждают также лабильность полового состояния и ее адаптивное значение, влияние экологических факторов на процесс детерминации пола, степень толерантности половых типов особей в условиях экологического стресса.

В качестве объекта наших исследований выбран *Potentilla fruticosa* — кустарник, широко распространенный в северном полушарии. В Горном Алтае он встречается в лесостепном, лесном и высокогорном поясах. А. В. Куминова (1960) относит этот вид к соэдификаторам кустарниковых луговых степей и кустарниковых лиственничных лесов Алтая. Это постоянный вид долинных еловых и лиственнично-еловых лесов. В лесном поясе по долинам рек образует монодоминантные или с примесью других кустарниковых видов ив и березок заросли. В высокогорном поясе выступает как соэдификатор ерниковых зарослей, образованных *Betula rotundifolia* или *B. humilis*.

Из литературных источников известны данные о соотношении особей разных половых форм у *P. fruticosa* в ЦП Северной Англии, Западной Ирландии и на островах Балтийского моря. G. Tornblom (1911) и D. Parbrook (1957, цит. по Elkington, Woodell, 1963) установили значительное преобладание женских особей (63 %) над мужскими (37 %) в ЦП на севере Англии и островах Балтийского моря. На севере Англии *P. fruticosa* произрастает по берегам рек в высотных пределах от 230 до 380 м. На островах Балтийского моря этот вид связан с так называемыми альварами — пастбищными угодьями низкой продуктивности. В то же время в ЦП Западной Ирландии, описанных в сырых периодически заливаемых водой местах (Elkington, Woodell, 1963), обнаружено преобладание мужских особей над женскими (67 и 33 % соответственно). На севере Англии выявлена меж- и внутрипопуляционная изменчивость численности женских растений от 33 до 59 % и преобладание в ЦП мужских форм (55.3 %) (Richards, 1975). Все ЦП из разных растительных сообществ речных и озерных долин Северной Америки состоят только из обоеполых особей (Elkington, Woodell, 1963).

Сопоставление имеющихся данных показывает, что в северо-западной части Евразии *P. fruticosa* существует в виде ЦП двух типов: диэцичных, с преобладанием женских или мужских растений, и мономорфных, состоящих только из обое-

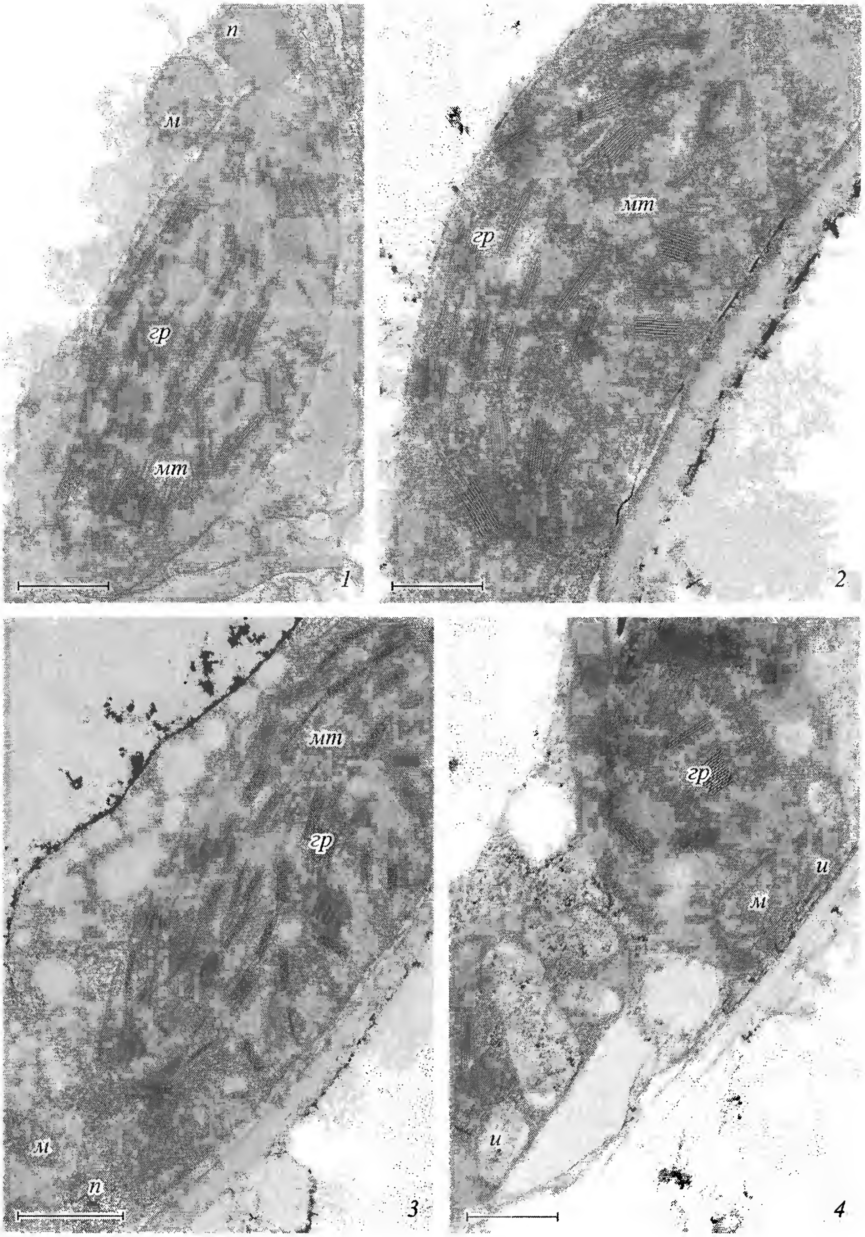


Таблица. Влияние пониженной температуры на ультраструктуру хлоропластов в клетках мезофилла у проростков пшеницы с. Московская 39.

1 — контроль (исходный вариант); *2—4* — закаливание: *2* — при 4 °С в течение 1 ч; *3* — при 4 °С в течение 24 ч; *4* — при 4 °С в течение 96 ч. *гр* — граны, *и* — инвагинация хлоропласта, *м* — митохондрия, *мт* — межгранные тилакоиды, *п* — пероксисома. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *4* — 0.5; *3* — 1.

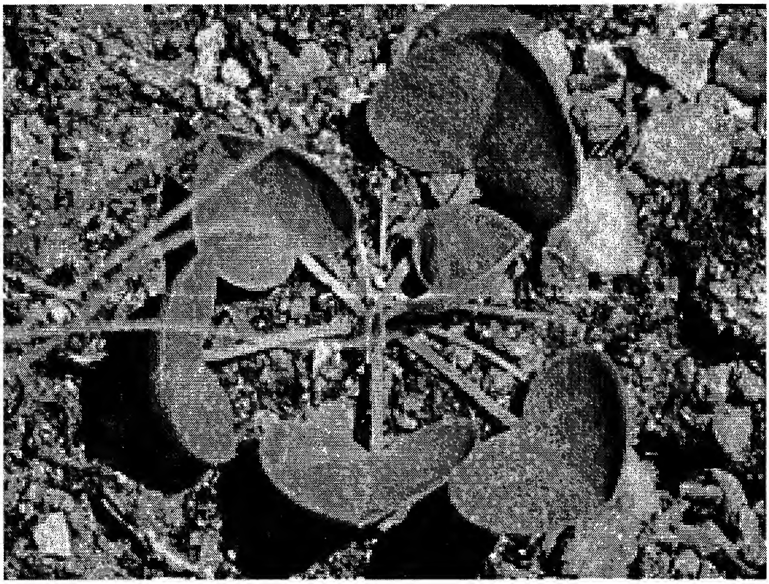


Таблица. *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch.

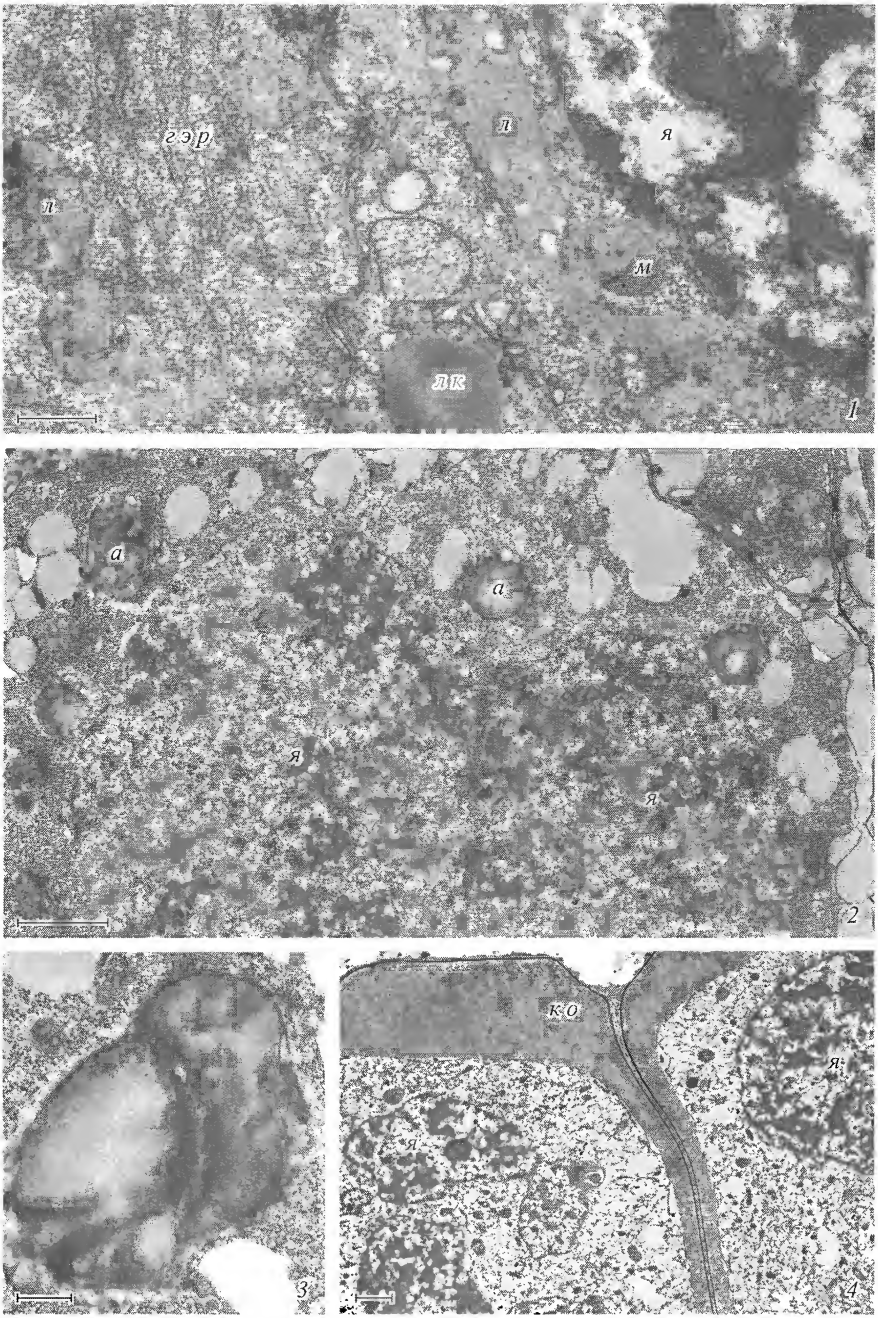


Таблица I. Строение клеток тапетума и тетрады микроспор *Scilla sibirica* (август).

1 (начало августа) — одноядерная клетка тапетума; *2*—*4* (середина августа): *2* — двуядерная клетка тапетума, *3* — амилопласт клетки тапетума, *4* — тетрада микроспор. *а* — амилопласт, *г э р* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *к о* — клеточная оболочка, *л* — лейкопласт, *л к* — липидная капля, *м* — митохондрия, *я* — ядро. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3* — 0.5; *2*, *4* — 2.

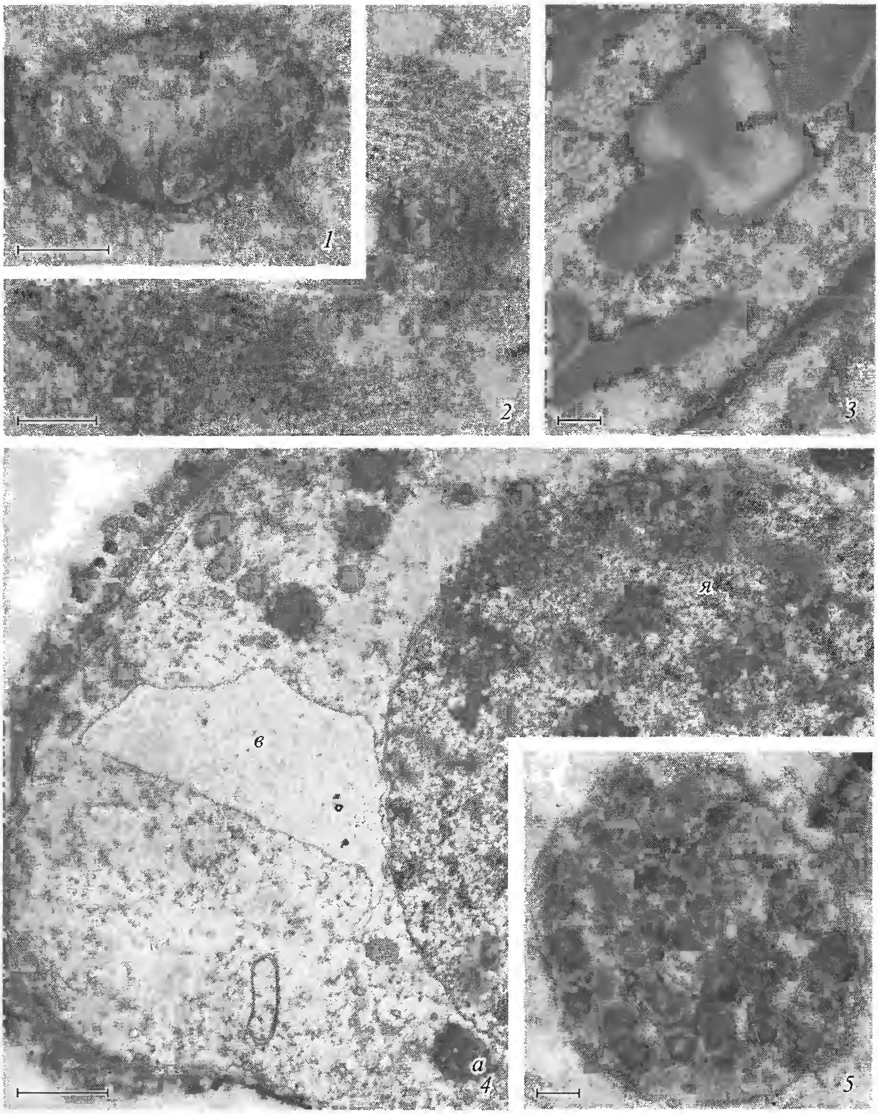


Таблица II. Строение клеток тапетума и микроспор *Scilla sibirica* (начало сентября).

1—3 — тапетум: *1* — лейкопласт, *2* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *3* — электронно-плотные включения; *4*, *5* — микроспоры: *4* — фрагмент микроспоры, *5* — амилопласт. *в* — вакуоль. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *1—3* — 0.25; *4* — 1; *5* — 0.5.

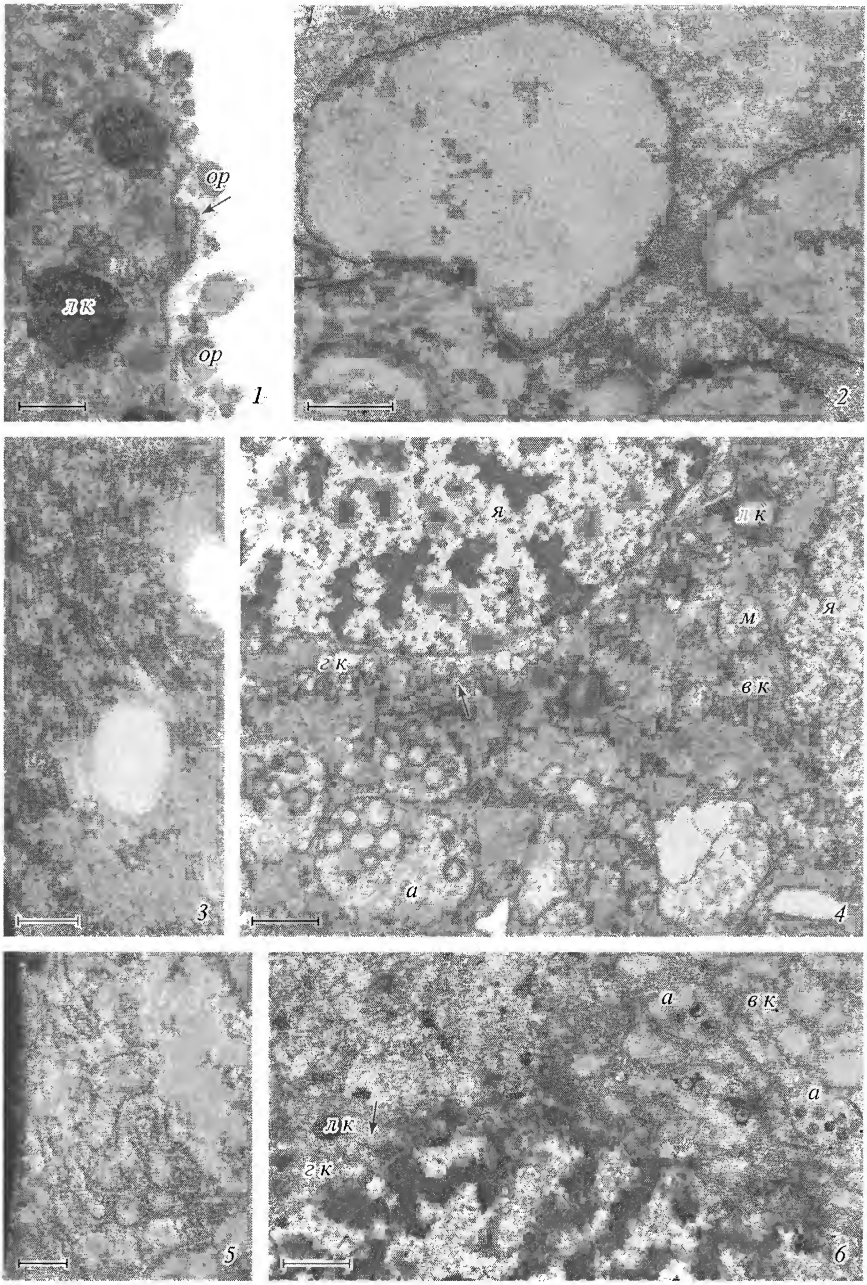


Таблица III. Строение клеток тапетума и пыльцевых зерен *Scilla sibirica* (середина сентября—начало ноября).

1—3 (середина сентября) — тапетум: *1* — участок клетки, лишенной клеточной оболочки (стрелкой показана плазмалемма), *2* — электронно-плотные включения, *3* — ГЭР; *4* — (середина октября) — граница генеративной и вегетативной клеток пыльцевого зерна (стрелкой показана оболочка, разделяющая эти клетки); *5*, *6* — (начало ноября) — пыльцевые зерна: *5* — ГЭР, *6* — фрагмент пыльцевого зерна на границе генеративной и вегетативной клеток (стрелкой показана оболочка, разделяющая клетки). *в к* — вегетативная клетка, *г к* — генеративная клетка, *ор* — орбикулы. Остальные обозначения те же, что и на табл. I, II. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 0.5; *3*, *5* — 0.25; *4*, *6* — 1.

К с. 1447

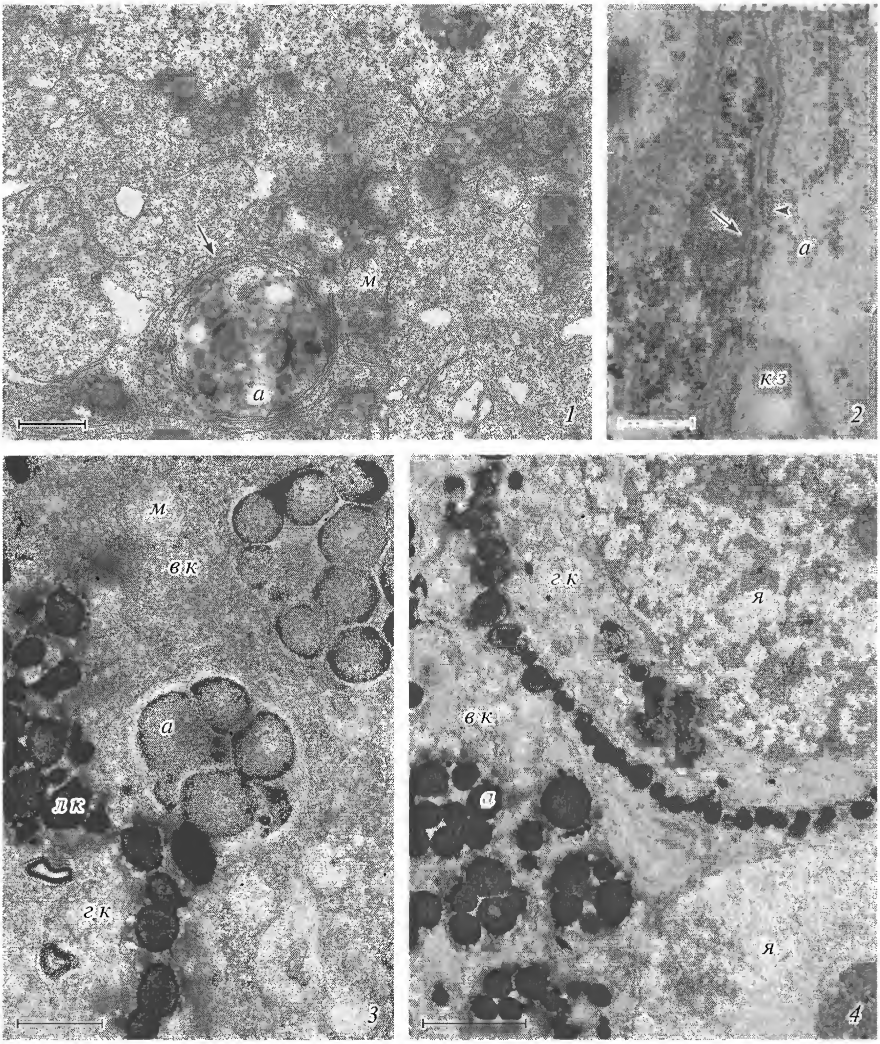


Таблица IV. Строение пыльцевого зерна *Scilla sibirica* (начало ноября—февраль).

1—4 — фрагменты пыльцевого зерна: *1* (начало ноября) — вегетативная клетка (стрелкой показана обкладка ЭР); *2*, *3* (30 декабря): *2* — амилопласт вегетативной клетки (стрелкой показана цистерна ГЭР, треугольной стрелкой — оболочка амилопласта), *3* — пыльцевые зерна на границе контакта вегетативной и генеративной клеток; *4* (февраль) — пыльцевое зерно на границе контакта вегетативной и генеративной клеток. *к з* — крахмальное зерно. Остальные обозначения те же, что и на табл. I—III. Масштабные линейки, мкм: *1*, *4* — 2; *2* — 0.5; *3* — 1.

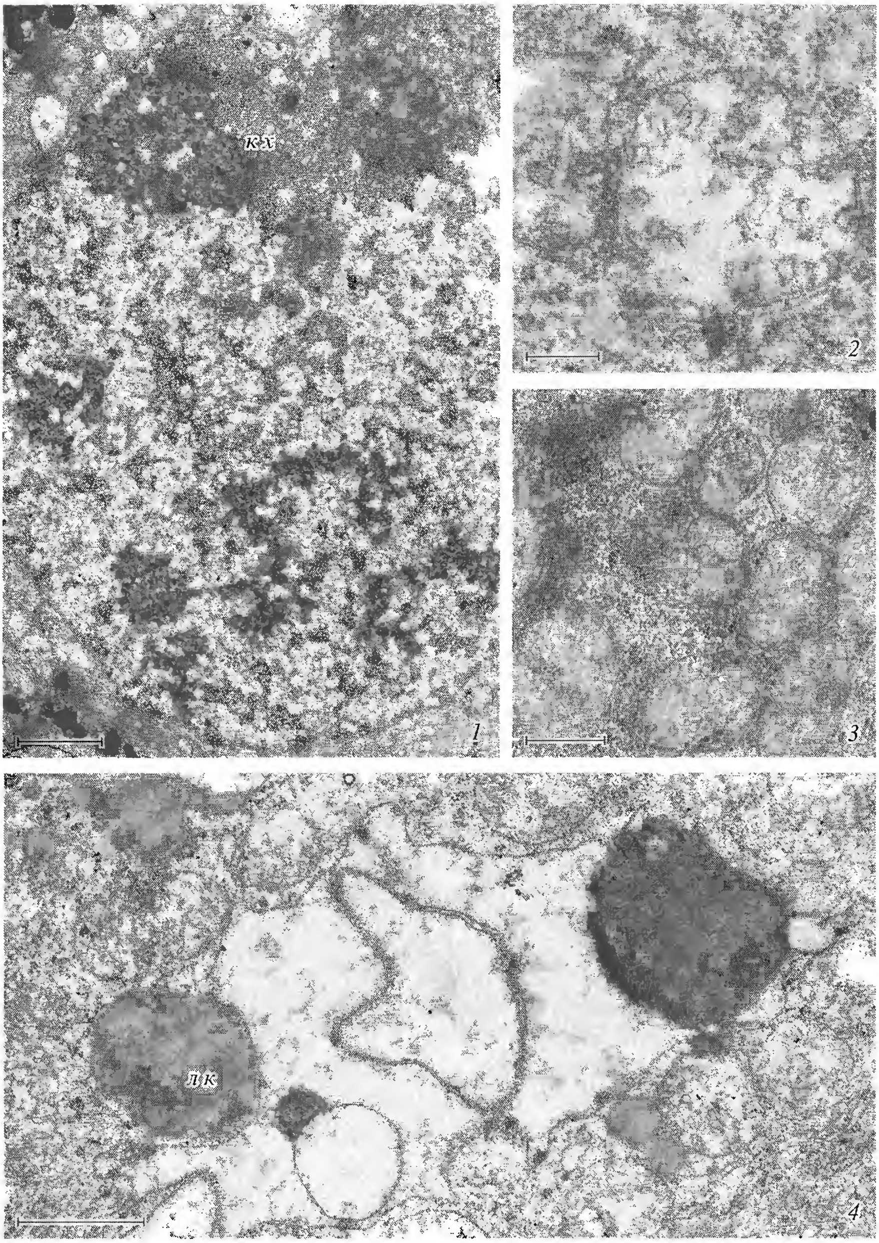


Таблица V. Строение пыльцевого зерна *Scilla sibirica* (начало ноября—декабрь).

1—3 (ноябрь): *1* — ядро вегетативной клетки, *2*, *3* — митохондрии генеративной клетки; *4* (декабрь) — автофаговая вакуоль вегетативной клетки. *к х* — скопление конденсированного хроматина, *л к* — липидная капля. Масштабные линейки, мкм: *1* — 1; *2*, *3* — 0.25; *4* — 1.

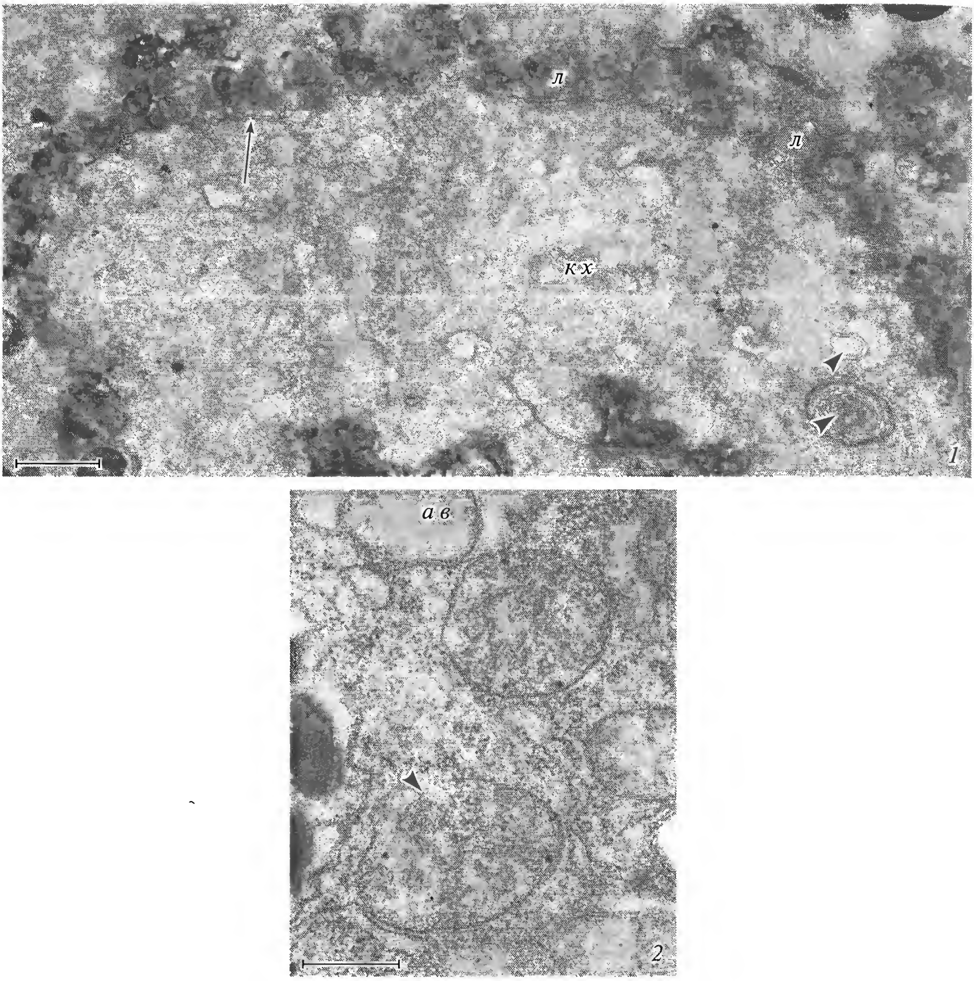
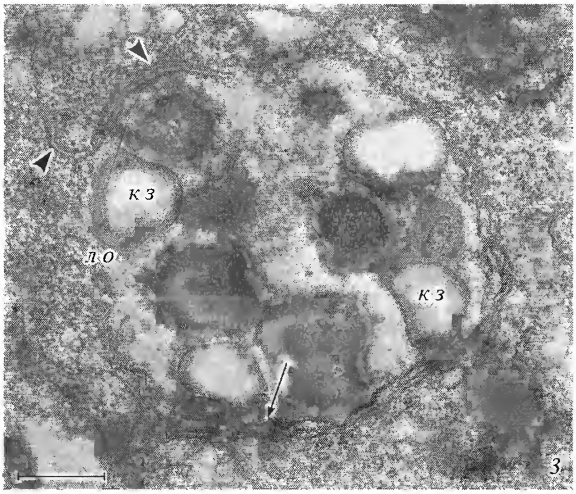
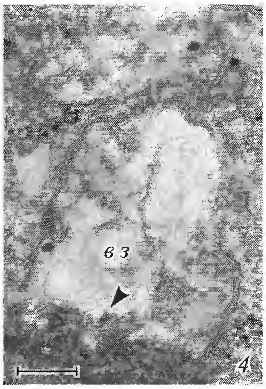


Таблица VI. Строение пыльцевого зерна *Scilla sibirica* (декабрь).

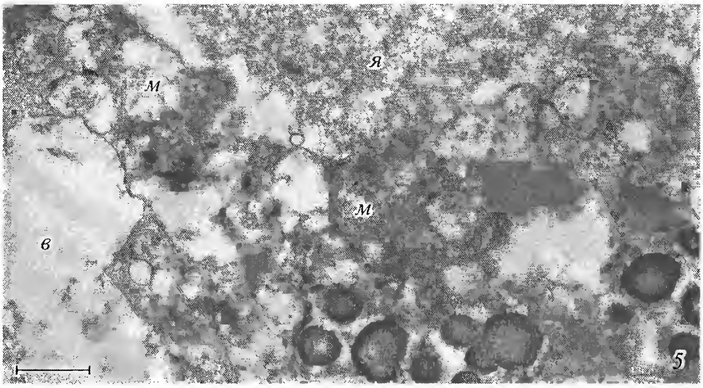
1 — ядро вегетативной клетки (стрелкой показана оболочка, разделяющая генеративную и вегетативную клетки, треугольной стрелкой — мелкая автофаговая вакуоль); *2* — митохондрии вегетативной клетки (треугольной стрелкой показан разрыв в оболочке митохондрии); *3* — амилопласт вегетативной клетки (стрелкой показана оболочка амилопласта, треугольной стрелкой — обкладка амилопласта); *4* — митохондрия вегетативной клетки (треугольной стрелкой показана интрамитохондриальная гранула); *5* — цитоплазма, прилегающая к вегетативному ядру. *а в* — автофаговая вакуоль, *в* — вакуоль, *вз* — везикула, *к з* — крахмальное зерно, *л о* — участок амилопласта, лишенный оболочки, *м* — митохондрия. Остальные обозначения, как на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *1* — 1; *2*, *3* — 0.5; *4* — 0.2; *5* — 1.



3



4



5

Таблица VI (*продолжение*).

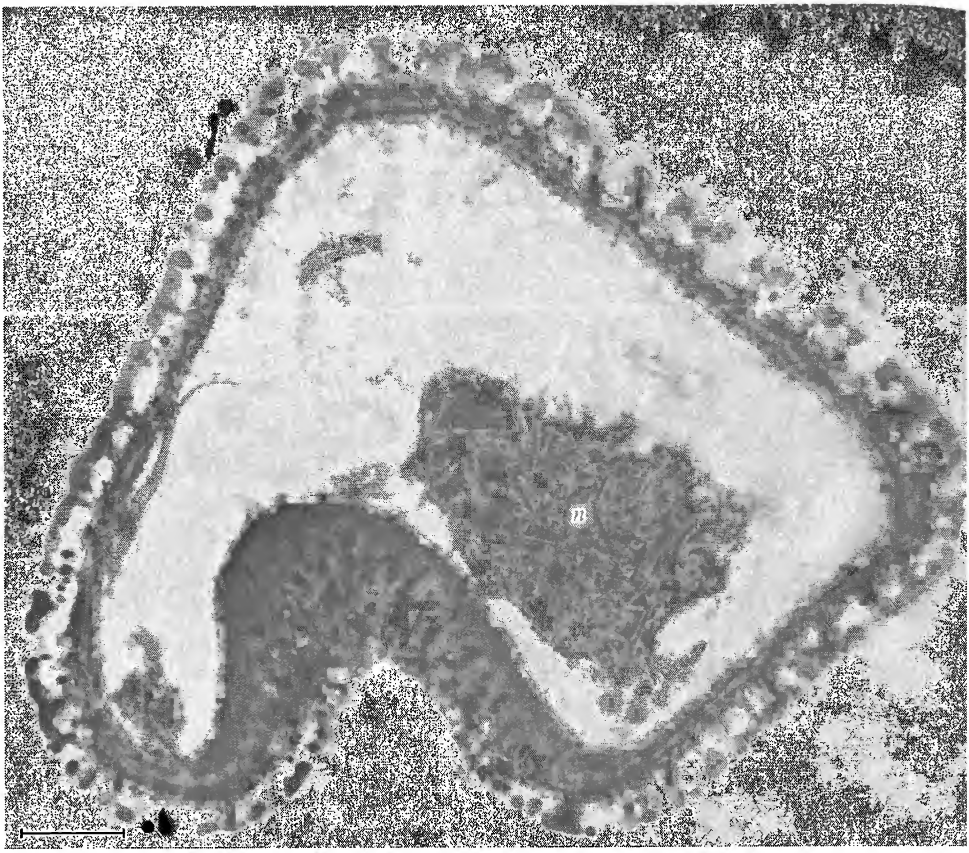


Таблица VII. Микроспора *Scilla sibirica* с разрушенным протопластом (декабрь). *n* — протопласт. Масштабная линейка — 2.5 мкм.

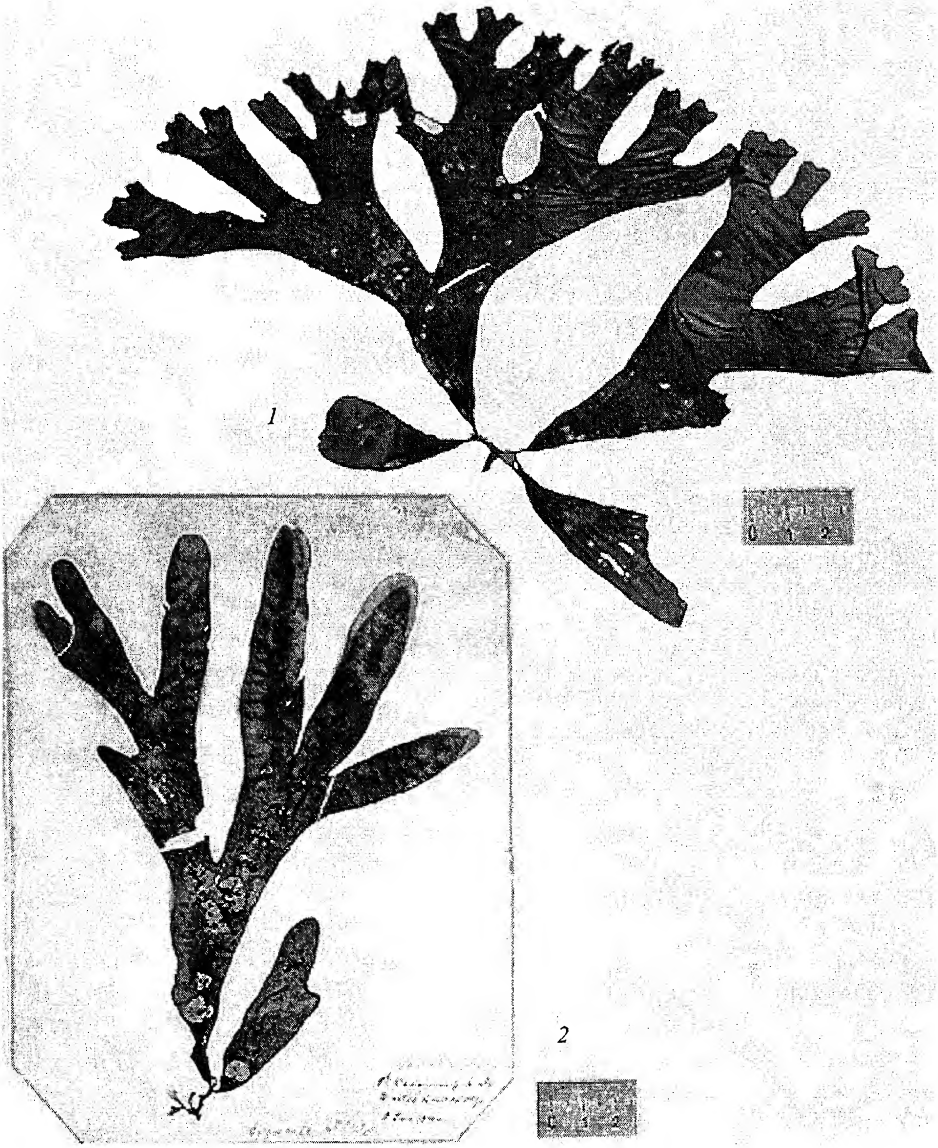


Таблица I.

1 — Rhodemenia abyssicola, 2 — R. obtusa.

К с. 1464

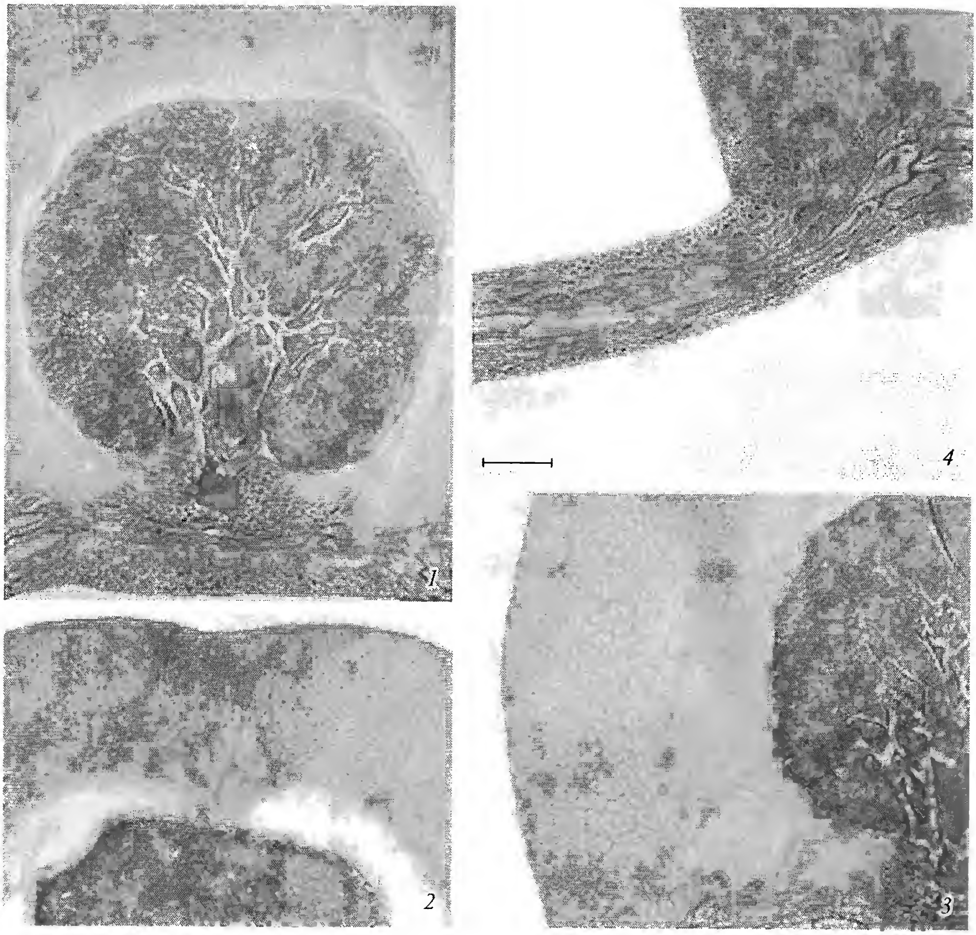


Таблица II. Цистокарп *R. abyssicola* на срезе.

1 — общий вид, *2* — перикарп в области перистома, *3* — нижняя часть цистокарпа с обрывками нитей между перикарпом и гонимобластом, *4* — продольный срез пластины в месте расположения цистокарпа.

полых растений. В условиях Горного Алтая вид *P. fruticosa* представлен системой ЦП, различающихся по половому составу (Годин, 2002). Исследования половой дифференциации показали, что у этого вида выделяются 3 типа ЦП: мономорфные (обоеполые особи), диэцичные (включают мужские и женские особи) и триэцичные (мужские, женские и обоеполые особи) (Годин, 2002).

Цель данной работы — выявление эколого-географических закономерностей изменения половой структуры ЦП *P. fruticosa* в условиях Алтае-Саянской горной области.

Материал и методика

Изучено 154 ЦП *P. fruticosa* в разных растительных сообществах на территории пяти геоботанических провинций: Центрального Алтая и Юго-Восточного Алтая (Куминова, 1960), Кузнецкого Нагорья, Западно-Саянской горной таежной и Убсунурской равнинной опустыненно-степной (Растительный покров Хакасии, 1976; Растительный покров.., 1985). Юго-Восточный Алтай относится к недостаточно влажному сектору гор юга Сибири, остальные провинции — к умеренно влажному сектору (Поликарпов и др., 1986).

Провинция Центральный Алтай. **Лесостепной пояс.** Кустарниковые луговые степи (1—10). Остепненные закустаренные луга (11, 12). Настоящие закустаренные луга (13, 14). Лесные закустаренные луга (15). Низинные заболоченные луга (16—18). Заросли *P. fruticosa* (19—21). Долинные смешанные ивняки (22). **Лесной пояс.** Лесные закустаренные луга (23—27). Лиственничные кустарниковые леса (29—33). Остепненные закустаренные лиственничные леса (34, 35). Долинные березово-еловые леса (36, 37). Заросли *P. fruticosa* (38—41). Долинные смешанные ивняки (42, 43). **Высокогорный пояс.** Высокотравные субальпийские луга (44, 45). Остепненные субальпийские закустаренные луга (46—50). Заросли *P. fruticosa* (51). Пойменные смешанные ивняки (52). Альпийские луга (53).

Провинция Юго-Восточный Алтай. **Лесостепной пояс.** Остепненные закустаренные луга (54—58). Остепненные закустаренные лиственничные леса (59—62). Заросли *P. fruticosa* (63). Долинные смешанные ивняки (64). **Высокогорный пояс.** Травянистые закустаренные тундры (65, 66). Кобрезиевые закустаренные тундры (67—69). Закустаренная криофитная степь (70). Заросли *P. fruticosa* (71—82). Ерниковые заросли (83—87). Долинные смешанные ивняки (88—94).

Провинция Кузнецкого нагорья. **Лесостепной пояс.** Настоящие закустаренные луга (95). Остепненные закустаренные луга (96, 97). Лиственнично-лиственные леса (98). Березово-лиственничные леса (99, 100). Заросли *P. fruticosa* (101—106). Заросли долинных кустарников (107). **Лесной пояс.** Лесные мезофильные луга (108, 109). Низинные заболоченные луга (110). Лиственнично-кедровые леса (111). Елово-березово-кедровые леса (112). Долинные смешанные ивняки (113).

Западно-Саянская горная таежная провинция. **Лесостепной пояс.** Настоящие луга (114). Остепненные луга (115, 116). Низинные заболоченные луга (117). Лесные луга (119). Долинные лиственничные леса (120, 121). **Лесной пояс.** Лесные луга (122). Настоящие закустаренные луга (123, 124). Низинные заболоченные луга (125, 126). Долинные лиственничные леса (127). Таежные лиственничные леса (128—130). Пойменные пихтово-лиственничные леса (131). Лиственнично-кедровые леса (132). Пойменные березово-еловые леса (133). Заросли *P. fruticosa* (134). Долинные смешанные ивняки (135, 136). **Высокогорный пояс.** Заболоченные луга

(137, 138). Альпийские луга (139). Заросли *P. fruticosa* (140). Заросли с *Betula rotundifolia* (141, 142).

Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинция. **Лесостепной пояс.** Криофитная луговая степь (143). Долинные лиственные леса (144). Долинные лиственничные леса (145). Долинные заросли кустарников (146, 147). Заросли *P. fruticosa* (148). **Высокогорный пояс.** Кедрово-лиственничные редколесья (149). Пойменные субальпийские луга (150, 151). Альпийские луга (152). Долинные смешанные ивняки (153). Заросли с *Betula rotundifolia* (154).

ЦП приурочены к разным поясам в пределах хребтов. Изоляция ЦП в пределах одного хребта участками леса, препятствующими панмиксии, диссеминация в форме автохории, медленное вегетативное разрастание или полное его отсутствие позволяют считать изученные ЦП достаточно обособленными (Годин, 2002). *P. fruticosa* относится к типу моноцентрических или неявнополицентрических биоморф (Комаревцева, Годин, 2000), что позволяет использовать в качестве счетной единицы особь.

Половую структуру ЦП изучали с помощью метода ходовых линий (Демьянова, 1990). Цветки собирали со всех растений независимо от их обилия. Поскольку все цветки одной особи относились к одному половому типу, в средней части побегов собирали 5 цветков и фиксировали их в отдельные марлевые мешочки в уксусном алкоголе (Паушева, 1974). В каждой ЦП изучено от 100 до 300 особей. В процессе камеральной обработки просматривали все зафиксированные цветки и определяли половые формы особей. Классификация половых форм приведена с учетом современных методологических подходов и рекомендаций (Gender.., 1999).

Результаты исследования и обсуждение

Моно- и гетероморфные ценопопуляции

Исследованные ЦП *P. fruticosa* отнесены к двум типам: мономорфные и гетероморфные. Мономорфные ЦП состоят только из особей с обоеполыми цветками. В состав гетероморфных ЦП входят либо только мужские и женские (диэцичные ЦП), либо мужские, женские и обоеполые особи (триэцичные ЦП).

Мономорфные ЦП встречаются во всех поясах пяти провинций, но преобладают только в лесостепном поясе Центрального Алтая (см. таблицу). По доле мономорфных ЦП провинции Кузнецкого Нагорья, Западно-Саянская горная таежная и Убсунурская равнинная опустыненно-степная занимают промежуточное положение между Центральным Алтаем, с одной стороны (56.9 % мономорфных ЦП от общего числа), и Юго-Восточным Алтаем (7.0 %) — с другой. Иными словами, половая дифференциация *P. fruticosa* максимальна в Юго-Восточном Алтае и минимальна в Центральном Алтае. Такие особенности половой дифференциации этого вида напрямую связаны с комплексом природных условий, определяющих облик данных пяти провинций Алтае-Саянской горной области: в экстремальных условиях она усиливается, в благоприятных условиях уменьшается.

Гетероморфные ЦП описаны во всех поясах растительности пяти провинций (см. таблицу). В четырех провинциях число гетероморфных ЦП возрастает при переходе от лесостепного к высокогорному поясу при увеличении высоты местообитания над ур. м.: в высокогорьях Юго-Восточного Алтая и Убсунурской равнинной опустыненно-степной провинций мономорфных ЦП нами не обнаружено. Таким образом, отмечается высотно-поясная зависимость усиления половой диф-

Поясно-высотное распределение (в %) групп ценопопуляций *Potentilla fruticosa* в Алтае-Саянской горной области

Провинция	Тип ценопопуляции	Лесостепной пояс				
		степь	луг	лес	кустарники	итого**
Центральный Алтай	М	19.6*	7.8	—	7.8	85.7
	ДР	—	—	—	—	14.3
	ДЖ	—	2.0	—	—	
	ТО	—	2.0	—	—	
	ТЖ	—	2.0	—	—	
	ТР	—	—	—	—	
Юго-Восточный Алтай	М	—	2.3	—	—	8.3
	ДР	—	2.3	—	—	91.7
	ДЖ	4.7	—	—	4.7	
	ТО	—	2.3	—	—	
	ТЖ	4.7	7.0	—	—	
	ТР	—	—	—	—	
Западно-Саянская горная таежная	М	—	6.9*	6.9	—	50.0
	ДР	—	—	—	—	50.0
	ДЖ	—	10.3	—	—	
	ТО	—	—	—	—	
	ТЖ	—	3.4	—	—	
	ТР	—	—	—	—	
	ТВ	—	—	—	—	
Убсунурская равнинная опустыненно-степная	М	—	8.3	—	8.3	33.3
	ДР	—	—			66.7
	ДЖ	—	—	16.6		
	ТЖ	—	—		16.6	
	ТГ	—	—	—	—	
Кузнецкого нагорья	М	—	—	10.5	15.8	38.5
	ДЖ	—	15.8	—	15.8	61.5
	ТО	—	—	5.3	—	
	ТЖ	—	—	—	—	
	ТГ	—	—	—	5.3	

Продолжение таблицы

Провинция	Лесной пояс				Высокогорный пояс		
	луг	лес	кустарники	итого	луг	кустарники	итого
Центральный Алтай	3.9	14.0	2.0	47.6	3.9	—	20.0
	—	3.9	2.0	52.4	2.0	—	80.0
	2.0	—	—		2.0	3.9	
	5.9	—	—		3.9	—	
	—	—	3.9		—	—	
	—	—	3.9		3.9	—	
Юго-Восточный Алтай	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	2.3	4.7	100.0
	—	—	—		11.6	32.5	
	—	—	—		—	9.3	
	—	—	—		—	9.3	
	—	—	—		—	—	

Продолжение таблицы

Провинция	Лесной пояс				Высокогорный пояс		
	луг	лес	кустарники	итого	луг	кустарники	итого
Западно-Саянская горная таежная	3.4	10.3	—	26.7	—	3.4	16.7
	—	—	—	73.3	—	3.4	83.3
	3.4	10.3	—		6.9	—	
	3.4	—	3.4		—	—	
	3.4	3.4	3.4		3.4	3.4	
	3.4	—	—		—	—	
	—	—	3.4		—	—	
Убсунурская равнинная опустыненно-степная	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	8.3	—	100
	—	—	—		8.3	8.3	
	—	—	—		8.3	8.3	
	—	—	—		—	8.3	
Кузнецкого нагорья	—	10.5	5.3	50	—	—	—
	10.5	—	—	50	—	—	—
	—	—	—		—	—	
	5.3	—	—		—	—	
	—	—	—		—	—	

Примечание. М — мономорфные, ДР — диэцичные с равным соотношением особей, ДЖ — диэцичные с преобладанием женских особей, ТО — триэцичные с преобладанием обоеполых особей, ТЖ — триэцичные с преобладанием женских особей, ТР — триэцичные с равным соотношением женских и мужских особей, ТГ — триэцичные с равным соотношением раздельнополых и обоеполых особей, ТВ — триэцичные с равным соотношением всех трех форм ценопопуляции. * — доля ЦП от общего числа ЦП в данном регионе, ** — доля моно- и гетероморфных ЦП в конкретном поясе растительности для каждого региона.

ференциации. Однако в пределах одного растительного пояса наблюдается разнообразие ЦП по половой дифференциации. В провинции Кузнецкого нагорья увеличения доли гетероморфных ЦП при возрастании высоты над уровнем моря не выявлено.

Увеличение доли раздельнополых форм в суровых северных и высокогорных условиях у многих видов растений подчеркивают и другие исследователи (Деев, Сидорский, 1976). Предполагают, что раздельнополые формы занимают разные экологические ниши, что уменьшает внутривидовую конкуренцию (Шереметьев, 1983). В результате ЦП с половой дифференциацией могут расселяться в местообитаниях с более сложными условиями произрастания, где существование растений с обоеполыми цветками может быть затруднено.

Диэцичные ценопопуляции

Диэцичные ЦП встречаются в лесостепном, лесном и высокогорном поясах в разных растительных сообществах за исключением высокогорий Кузнецкого нагорья. Теоретически возможны три варианта полового спектра диэцичных ЦП: с равным соотношением половых форм, с преобладанием мужских или женских особей. У *P. fruticosa* выделяются две группы диэцичных ЦП: 1. С равным соотношением мужских и женских особей (ДР). 2. С преобладанием женских особей (ДЖ). ЦП с преобладанием мужских особей не выявлено.

Доля женских особей в половом спектре ЦП первой группы варьирует от 41.7 до 57.1 %, второй группы — от 60.2 до 81.5 %.

Диэцичные ЦП встречаются во всех пяти провинциях, однако их распространение неравномерное. Доля диэцичных ЦП максимальна в Юго-Восточном Алтае (60.4 %) и минимальна в Центральном (17.8 %). Провинции Кузнецкого нагорья, Западно-Саянская горная таежная и Убсунурская равнинная опустыненно-степная по встречаемости диэцичных ЦП занимают промежуточное положение. В Юго-Восточном Алтае увеличивается доля ДЖ — 51.1 по сравнению с 9.9 % в Центральном Алтае. Обращает на себя внимание крайне малое число ЦП с равным соотношением мужских и женских особей (№ 142 и 152) в провинциях Кузнецкого нагорья, Западно-Саянская горная таежная и Убсунурская равнинная опустыненно-степная. В диэцичных ЦП всех пяти провинций наблюдается увеличение доли женских особей при переходе от лесного пояса к высокогорному (см. таблицу).

Существование только двух типов диэцичных ЦП у *P. fruticosa* можно объяснить с помощью теории дихронной эволюции полов и механизма обратной связи (Геодакян, 1977, 1998). Получение большого количества пыльцы говорит о благоприятных условиях и приводит к производству большего числа потомков женского пола. Получение малого количества пыльцы, наоборот, несет информацию о неблагоприятных условиях (маргинальные ЦП, экстремальные условия) и способствует образованию большего числа потомков мужского пола из-за их высокой элиминации (обратная связь). Диэцичные ЦП *P. fruticosa* с преобладанием женских особей встречаются в более неблагоприятных условиях местообитаний для роста и развития (высокогорный пояс), что приводит к повышенной элиминации мужских особей. Наоборот, ДР ЦП встречаются, как правило, в лесном поясе (Центральный Алтай) или на его границе с высокогорным (Юго-Восточный Алтай, Западно-Саянская горная таежная и Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинции) поясом, где условия для роста и развития более благоприятны и механизмы, отклоняющие соотношение половых форм от теоретического 1 : 1, не включаются.

Триэцичные ценопопуляции

Наличие у *P. fruticosa* триэцичных ЦП свидетельствует о несколько ином пути размножения и их самоподдержания по сравнению с диэцичными. Обоеполые особи, входящие в состав таких ЦП, повышают их адаптивный потенциал и увеличивают возможность выживания ЦП при меняющихся условиях. Дело в том, что только обоеполые особи способны вернуться к автофилии при неблагоприятных условиях для успешного опыления женских особей мужскими и обоеполыми. Хотя автофилия и является в известной степени «суррогатом» аллофилии, тем не менее она гарантирует опыление (Первухина, 1979). Автофилия дает возможность растениям с обоеполыми цветками сохраняться и распространяться в новые для вида условия произрастания. С этой точки зрения, ЦП, в состав которой входят женские, мужские и обоеполые растения, является наиболее гибкой и может под действием естественного отбора изменять механизм размножения, способствующий ее сохранению. Косвенное подтверждение данного предположения — результаты экспериментальных скрещиваний растений с обоеполыми цветками из моно- и гетероморфных ЦП (Davidson, Lenz, 1989). При инбредных скрещиваниях жизнеспособные семена давали только обоеполые растения из гетероморфных ЦП.

Триэцичные ЦП встречаются в лесостепном, лесном и высокогорном поясах в разных растительных сообществах за исключением высокогорий Кузнецкого нагорья. Доля женских, мужских и обоеполых особей в этих ЦП чрезвычайно изменчива. В зависимости от преобладания в половом спектре особей разных половых форм выделено три группы триэцичных ЦП: 1. С преобладанием обоеполых особей (ТО). 2. С равным соотношением обоеполых и раздельнополых особей (ТГ). 3. С преобладанием раздельнополых особей (ТПР). В половом спектре ТО ЦП доля обоеполых особей варьировала от 59.7 до 90.8 %. Доля женских и мужских особей колебалась соответственно в пределах 1.2—19.1 и 5.0—20.0 %.

В зависимости от полового спектра выделено три подгруппы ТПР ЦП: 1. С преобладанием женских особей (ТЖ). 2. С равным соотношением мужских и женских особей при небольшом участии обоеполых растений (ТР). 3. С равным соотношением всех трех половых форм (ТВ). В половом спектре ТЖ ЦП доля женских особей варьировала от 49.4 до 84.1 %. Доля мужских и обоеполых растений составила соответственно 9.1—38.2 и 1.0—28.1 %. В половом спектре ТР ЦП доля женских особей варьировала соответственно от 38.8 до 55.0 %. Доля обоеполых особей составляла от 0.8 до 21.3 %.

ЦП с равным соотношением обоеполых и раздельнополых особей, вероятнее всего, возникли из триэцичных ЦП с преобладанием обоеполых особей за счет увеличения доли раздельнополых особей в экстремальных условиях произрастания. Триэцичные ЦП с равным соотношением мужских, женских и обоеполых особей являются одним из вариантов триэцичных ЦП с преобладанием раздельнополых особей над обоеполыми. Можно предполагать, что ЦП с преобладанием раздельнополых особей являются производными от триэцичных ЦП с равным соотношением обоеполых и раздельнополых особей и появляются в связи с усилением экстремальных условий для роста и развития *P. fruticosa* в общем ряду усиления половой дифференциации.

Все описанные группы триэцичных ЦП можно расположить в следующий ряд по мере увеличения доли раздельнополых особей: ЦП с преобладанием обоеполых особей—ЦП с равным соотношением всех трех половых форм—ЦП с равным соотношением обоеполых и раздельнополых особей—ЦП с преобладанием раздельнополых особей над обоеполыми. В пределах каждой из 5 изученных провинций Алтае-Саянской горной области на поясно-высотном градиенте с увеличением высоты отмечается последовательное уменьшение доли триэцичных ЦП с преобладанием раздельнополых особей (см. таблицу). Таким образом, в триэцичных ЦП по мере увеличения экстремальности условий происходит усиление половой дифференциации и уменьшение доли особей с обоеполыми цветками. Такая особенность половой дифференциации особей в пределах триэцичных ЦП аналогична изменению половой дифференциации ЦП: увеличению доли гетероморфных ЦП на поясно-высотном градиенте.

Рассмотрим распространение выделенных типов и групп ЦП в пределах разных растительных сообществ и поясов на территории пяти провинций Алтае-Саянской горной области.

Провинция Центральный Алтай

Нижнюю часть поясного спектра образуют котловинные и долинные степи и окружающая их экспозиционная горная лесостепь (Поликарпов и др., 1986). В разных вариантах кустарниковых луговых степей встречаются только мономорфные ЦП (№ 1—10). *P. fruticosa* — соэдификатор кустарниковых луговых степей (Куминова, 1960). По-видимому, условия луговых степей — это реальный оптимум (по терминологии Л. Б. Заугольновой, 1985) для мономорфных ЦП данного вида, растения которого в этих условиях образует сплошные заросли, монодоминантные или с небольшой примесью других кустарников. На низкогорных долинных лугах лесостепного пояса встречаются мономорфные ЦП (№ 11, 13, 14, 16) и гетероморфные ЦП с преобладанием обоеполых (№ 12, 15) или женских особей (№ 17, 18). Среди кустарниковой растительности лесостепного пояса встречаются только мономорфные ЦП, входящие в состав чистых зарослей *P. fruticosa* (№ 19—21) по долинам рек или смешанных ивняков (№ 22). Таким образом, в лесостепном поясе преобладают мономорфные ЦП (85.7 %), а доля гетероморфных ЦП невысока (14.3 %).

С увеличением абсолютной высоты экспозиционная горная лесостепь сменяется разными вариантами лиственничных, кедровых, долинных еловых и других типов лесов. *P. fruticosa* встречается по долинам рек лесного пояса, где выступает как субэдификатор кустарникового подлеска лиственничных лесов (Куминова, 1960) и реже отмечается в лесах других типов. В лиственничных кустарниковых лесах *P. fruticosa* по долинам рек представлен как мономорфными ЦП (№ 29—31, 34, 35), так и гетероморфными: ДР (№ 32, 33). В березово-еловых долинных лесах *P. fruticosa* образует густой кустарниковых ярус, который образован мономорфными ЦП (№ 36, 37). В широких речных долинах лесного пояса этот вид образует монодоминантные или с небольшой примесью других кустарниковых видов заросли, сформированные чаще всего ТЖ ЦП (№ 39, 42) или ТР (№ 40, 41), реже мономорфными (№ 38) или ДР ЦП (№ 43). На лесных лугах по долинам рек чаще всего встречаются гетероморфные ЦП — ДЖ (№ 25) и ТО ЦП (№ 26—28) — и реже мономорфные ЦП (№ 23, 24). Таким образом, в лесном поясе примерно с одинаковой частотой встречаются как мономорфные ЦП (47.6 %), так и гетероморфные ЦП (52.4 %). По сравнению с лесостепным поясом возрастает число гетероморфных ЦП.

Для высокогорного пояса характерно выпадение большого количества осадков. Растительность этого пояса представлена сочетанием субальпийских лугов с небольшими перелесками и зарослями субальпийских кустарников. На субальпийских высокотравных лугах описаны мономорфная ЦП (№ 44) и ДЖ ЦП (№ 45). На альпийских деградированных лугах по выровненным водоразделам описана только одна ТР ЦП (№ 53). На самой границе Центрального и Юго-Восточного Алтая в пределах Курайского хребта в остепненных субальпийских лиственничных редколесьях *P. fruticosa* входит в состав подлеска, образованного мономорфными ЦП (№ 46) и гетероморфными ЦП: ТР (№ 47), ТО (№ 48, 49), ДР (№ 50). В Центральном Алтае в зарослях кустарников высокогорного пояса в поймах и долинах рек *P. fruticosa* образует чистые заросли или с примесью кустарниковых видов ив, в состав которых входят ДЖ ЦП (№ 51, 52). Таким образом, в высокогорном поясе Центрального Алтая гетероморфные ЦП (80 %) преобладают над мономорфными.

Провинция Юго-Восточный Алтай

В отличие от Центрального Алтая в Юго-Восточном четко выраженный лесной пояс отсутствует. По долинам некоторых крупных рек встречаются лиственничные леса (Типы лесов.., 1980; Поликарпов и др., 1986). В них по речным долинам и котловинам *P. fruticosa* образует подлесок, в состав которого входят гетероморфные ЦП: ДР (№ 59), ТЖ (№ 60, 62), ТО (№ 61). На остепненных лугах по речным долинам отмечаются мономорфные (№ 54), ДЖ или ТЖ ЦП (№ 55—58). По долинам рек лесостепного пояса *P. fruticosa* образует чистые заросли или входит в состав ивняков, где отмечены ДЖ ЦП (№ 63, 64). Таким образом, в лесостепном поясе доля гетероморфных ЦП значительно выше (91.7 %), чем мономорфных (8.3 %).

Высокогорную растительность составляют криофитные луга и разные типы тундр (Типы лесов.., 1980). В травянистых и кобрезиевых тундрах, расположенных по выровненным водоразделам, отмечаются разные варианты гетероморфных ЦП: ДР (№ 68), ДЖ (№ 65—67, 69). В высокогорьях *P. fruticosa* часто образует монодоминантные заросли или входит в состав ерниковых и долинных смешанных ивняков. В этих условиях наибольшее распространение получают ДЖ или ТЖ ЦП (№ 70, 71, 73—76, 79—81, 83, 84, 86—88, 90—92, 93, 94) и реже ДР (№ 72, 89) и ТО (№ 77, 78, 82, 85). Таким образом, в высокогорьях Юго-Восточного Алтая встречаются только гетероморфные ЦП (см. таблицу), среди которых наибольший процент занимают ЦП с преобладанием женских особей. Исходя из всего выше сказанного, можно предположить, что различные растительные сообщества высокогорий Юго-Восточного Алтая — реальный оптимум для гетероморфных ЦП *P. fruticosa*.

Провинция Кузнецкого нагорья

В Кузнецком нагорье *P. fruticosa* чаще всего отмечается в лесостепном поясе (68.4 %). На настоящих и остепненных лугах по долинам рек встречаются ЦП ДЖ (№ 95—97). В долинном смешанном лиственнично-лиственном лесу отмечена одна мономорфная ЦП (№ 98). Под пологом березово-лиственничных лесов *P. fruticosa* образует подлесок, представленный мономорфной ЦП (№ 99) или ЦП ТО (№ 100). По широким долинам рек и межгорным котловинам вид часто формирует монодоминантные заросли, которые в нижней части лесостепного пояса образованы мономорфными ЦП (№ 101, 102), а в самом лесостепном поясе — ЦП ДЖ (№ 103—106). Заросли кустарников по долинам рек в нижней части лесостепного пояса образованы мономорфной ЦП (№ 107). Таким образом, в условиях лесостепного пояса Кузнецкого Алатау мономорфных ЦП примерно в 1.5 раза меньше, чем гетероморфных ЦП: 38.5 и 61.5 % соответственно.

В лесном поясе Кузнецкого нагорья *P. fruticosa* встречается гораздо реже (31.6 %), чем в лесостепном поясе, и приурочен в основном к долинам рек и ручьев. Этот вид не проникает глубоко в лесной пояс и встречается чаще всего в светлохвойных лесах подтаежного пояса, имеющего много общего с лесостепным поясом. На остепненных и лесных мезофильных лугах описаны две ЦП ДЖ (№ 108, 109). В условиях низинного заболоченного луга встречена ЦП ТЖ (№ 110). В долинных лиственнично-кедровых и елово-березово-кедровых лесах *P. fruticosa* образует подлесок, состоящий только из мономорфных ЦП (№ 111, 112). В верхней части лесного пояса описана только одна мономорфная ЦП (№ 113), которая входила в состав смешанных ивовых зарослей по долине реки. Таким образом, в условиях лесного пояса доли моно- и гетероморфных ЦП одинаковы (50.0 %). Следовательно, в лесном поясе доля мономорфных ЦП выше, чем в лесостепном поясе: 50.0 и 38.5 % соответственно. Скорее всего, связано это с особенностями истории формирования растительности данного региона и относительной близости подтаежного и лесостепного поясов друг с другом.

Исходя из вышесказанного, можно сделать следующие обобщения. В Кузнецком нагорье частота мономорфных ЦП ниже, чем гетероморфных: 42.1 и 57.9 % соответственно. Выявлены следующие особенности половой дифференциации *P. fruticosa* в пределах данной провинции. Во-первых, отмечается последовательное уменьшение частоты встречаемости мест произрастания *P. fruticosa* при переходе от лесостепного пояса к лесному и высокогорному: в условиях высокогорий нами не описано ни одной ЦП этого вида. Во-вторых, одновременно со снижением числа мест произрастания на поясно-высотном градиенте отмечается возрастание доли мономорфных ЦП при увеличении высоты над уровнем моря и переходе от лесостепного пояса к лесному (см. таблицу). В Центральном и Юго-Восточном Алтае наблюдается обратная картина: усиление половой дифференциации *P. fruticosa* на поясно-высотном градиенте. В связи с чем в условиях высокогорий Горного Алтая наиболее часто встречаются ди- и триэцичные ЦП с преобладанием женских и реже обоеполых особей. Именно из высокогорного пояса происходит проникновение гетероморфных ЦП в разные части лесного пояса и иногда в ниже лежащий лесостепной пояс. Однако в условиях Кузнецкого Алатау невозможно проникновение гетероморфных ЦП в нижележащие пояса из высокогорий, поскольку такой тип ЦП не отмечается выше границы лесного пояса. В-третьих, в условиях лесостепного пояса данной провинции наблюдается преобладание гетероморфных ЦП над мономорфными. В условиях Центрального Алтая все изученные ЦП в лесостепном поясе исключительно мономорфные. По всей видимости, появление гетероморфных ЦП в лесостепном поясе Кузнецкого нагорья связано с особенностями развития растительности на изучаемой территории. Сообщества с эдификаторной ролью *P. fruticosa* К. А. Соболевская (1946) рассматривает как реликтовые ассоциации ледниковой эпохи. Вместе с рядом сопутствующих видов *P. fruticosa* (его гетероморфные ЦП) под действием ледника спустился из высокогорного пояса и нашел убежище по долинам крупных рек в лесостепном поясе.

Западно-Саянская горная таежная провинция

В нижней части лесостепного пояса на остепненных и лесных лугах отмечаются мономорфные ЦП (№ 115, 119). В средней части лесостепного пояса на остепненных и настоящих лугах уже отмечаются ЦП ДЖ (№ 114. 116). На долинных и пойменных заболоченных лугах описаны ЦП ДЖ и ТЖ (№ 117, 118). Подлесок долинных лиственничных лесов образуют мономорфные ЦП (№ 120, 121). Таким образом, в лесостепном поясе данной провинции мономорфные и гетероморфные ЦП встречаются с одинаковой частотой (см. таблицу).

P. fruticosa чаще всего отмечается в лесном поясе (51.7 % от общего числа изученных мест произрастания) по сравнению с другими поясами. Однако крупных зарослей *P. fruticosa* в лесном поясе не образует, встречаясь на опушках леса, в поймах и долинах рек. На лесных лугах в средней части лесного пояса описана ЦП ТЖ (№ 122). На лесных заболоченных лугах в поймах встречаются ЦП ДЖ (№ 125), на речной террасе — мономорфная ЦП (№ 126). На настоящих лугах по долинам крупных рек отмечаются ЦП ТО (№ 124) или ЦП ТР (№ 123). Подлесок долинного лиственничного леса образует ЦП ДЖ (№ 127). В пойменных или долинных таежных лиственничных лесах *P. fruticosa* образует подлесок, в состав которого входят мономорфная ЦП (№ 130), ЦП ДЖ и ТЖ (№ 128, 129). В темнохвойных и светлохвойных лесах с примесью темнохвойных пород *P. fruticosa* входит в состав подлеска, образованного мономорфными ЦП (№ 131, 132). В пойменном кедрово-березово-еловом лесу встречается ЦП ДЖ (№ 133). В лесном поясе по долинам рек *P. fruticosa* формирует чистые заросли, образованные ЦП ДЖ (№ 134). Состав долинных смешанных ивовых зарослей образуют ЦП ТО (№ 135) или ЦП ТВ (№ 136). Таким образом, в лесном поясе рассматриваемой провинции мономорфных ЦП примерно в 2.5 раза меньше, чем гетероморфных ЦП (26.7 и 73.3 % соответственно). Среди гетероморфных чаще встречаются ди- и триэцичные ЦП с преобладанием женских особей.

В высокогорном поясе на заболоченных пойменных лугах встречаются ЦП ДЖ (№ 137, 138). На альпийских лужайках среди зарослей *Betula rotundifolia* описана ЦП ТЖ (№ 139). Чистые заросли *P. fruticosa* по долинам рек формируются ЦП ТЖ

(№ 140). В смешанных зарослях *P. fruticosa* и *Betula rotundifolia* встречаются мономорфная ЦП (№ 141) и ЦП ДР (№ 142). Таким образом, в условиях высокогорного пояса мономорфных ЦП значительно меньше, чем гетероморфных (16.7 и 83.3 % соответственно). Среди гетероморфных чаще встречаются ди- и триэцичные ЦП с преобладанием женских особей.

Исходя из выше сказанного, следует, что в Западно-Саянской горной таежной провинции доля гетероморфных ЦП намного выше доли мономорфных ЦП: 74 и 26 % соответственно. На поясно-высотном градиенте наблюдается последовательное уменьшение доли мономорфных ЦП при переходе от лесостепного пояса к лесному и далее к высокогорному, как это отмечается в провинциях Центрального и Юго-Восточного Алтая.

Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинция

В лесостепном поясе данной провинции в криофитной луговой степи описана мономорфная ЦП (№ 143). По долинам рек *P. fruticosa* образует монодоминантные заросли, представленные мономорфной ЦП (№ 148). По долинам и поймам рек вид образует подлесок лиственничных лесов (№ 145) и входит в состав долинных зарослей кустарников (№ 146, 147). В этих условиях встречаются ЦП ДЖ и ТЖ. Из выше расположенного высокогорного пояса по долинам транзитных рек *P. fruticosa* проникает в лесостепной пояс и формирует в лиственнично-тополевом закустаренном лесу подлесок, образованный ЦП ДЖ (№ 144). Таким образом, в условиях лесостепного пояса данной провинции мономорфных ЦП меньше, чем гетероморфных ЦП (33.3 и 66.7 % соответственно).

В высокогорном поясе по долинам и поймам рек *P. fruticosa* образует подлесок кедрово-лиственничного леса, в состав которого входит ЦП ТЖ (№ 149). В поймах и истоках рек на субальпийских лугах встречаются ЦП ДЖ и ТЖ (№ 150, 151). На выровненных участках на альпийских лугах описана ЦП ДЖ (№ 152). На границе лесного и высокогорного поясов в промежутках между зарослей *Betula rotundifolia* встречается ЦП ДЖ (№ 154). По долинам рек *P. fruticosa* вместе с разными кустарниковыми видами ив образует заросли, представленные ЦП ТГ (№ 153). Следовательно, в высокогорном поясе встречаются среди изученных только гетероморфные ЦП чаще всего с преобладанием женских особей (см. таблицу).

Исходя из всего вышесказанного, можно сделать следующие обобщения. В Убсунурской равнинной опустыненно-степной провинции гетероморфных ЦП в 2 раза больше, чем мономорфных ЦП: 67 и 33 % соответственно. На поясно-высотном градиенте наблюдается последовательное уменьшение доли мономорфных ЦП и их полное исчезновение в высокогорном поясе.

Изоляция ЦП *P. fruticosa*

Различия в соотношении особей разных половых форм в разных ЦП можно объяснить следствием изоляции, определяющей специфичность семенного потомства, а также характером влияния экологической и фитоценотической обстановки. Границы между смежными горными ЦП — результат длительного действия одного из четырех типов изоляции: дистанционной, фенологической, горно-механической и гидрохорной, или результат их совместного действия (Санников, Петрова, 2003). Границы горных ЦП *P. fruticosa* определяются тремя типами изоляции — дистанционная (уменьшение плотности потока семян), гидрохорная (направление речного стока) и горно-механическая (экспозиция и относительная высота окружающих хребтов). Вероятно, фенологическая изоляция (несовпадение фенологических фаз цветения) не играет заметной роли, так как *P. fruticosa* — аллогамный вид с энтомофильным характером переноса пыльцы и длительным периодом цветения (Годин, 2003).

Поясно-высотный профиль

Для изучения характера изменения половой структуры ЦП в разных растительных сообществах в пределах бассейна одной реки в Центральном Алтае был заложен профиль, охватывающий всю колонку растительных поясов. Он проходит на северном макросклоне Катунского хребта в бассейне р. Мульта от лесостепного до высокогорного пояса. На данном профиле изучена половая структура 7 ЦП (№ 10, 39—41, 45, 51, 52). В пределах лесостепного пояса обнаружена только мономорфная ЦП (№ 10). В лесном поясе в разных растительных сообществах отмечены ЦП ТЖ (№ 39) или ТР (№ 40, 41). В высокогорном поясе все изученные ЦП ДЖ (№ 45, 51, 52). На примере этих смежных ЦП хорошо демонстрируется действие разных типов изоляций. Границы ЦП № 10, 39—41 и 45 определяются гидрохорным типом изоляции: все они отделены друг от друга разными ручьями и мелкими речками, впадающими в Мульту или Мультинские озера. Между ЦП № 41 и 51—52 находится небольшой лесной массив, являющийся естественной преградой на пути переноса пыльцы и семян (дистанционный тип изоляции). Только ЦП № 51 и 52 не имеют заметных барьеров изоляции и отличаются лишь разной высотой над уровнем моря. Можно предположить, что гетероморфные ЦП, описанные в разных фитоценозах, входят в состав единой популяции в генетическом смысле, характеризующейся преобладанием в половом спектре женских особей над мужскими. Конечно, нельзя исключать обмен семян и, возможно пыльцы между смежными ЦП, тем не менее межценопопуляционные различия существуют. Из-за своей мономорфной природы обособлена только одна ЦП (№ 10), что может быть преградой при скрещиваниях вследствие несовместимости (Davidson, Lenz, 1989). По всей видимости, различия в соотношениях половых форм между смежными ЦП имеют приспособительное значение, так как способствуют обмену генетическим материалом между отдельными ЦП и увеличивают внутрипопуляционную панмиксию.

По совокупности основных климатических параметров и геоморфологических особенностей в пределах Алтае-Саянской горной области выделяют четыре сектора: гипергумидный, гумидный, умеренно влажный и недостаточно влажный (Поликарпов и др., 1986). В двух первых секторах выделяют два пояса — лесной (пихтовые, кедрово-пихтовые и светлохвойные леса) и высокогорный (альпинотипно-луговая растительность). В секторе с умеренно влажным климатом описывают четыре пояса растительности: степной, лесостепной (умеренно теплая или умеренно холодная лесостепь), лесной (лиственничные и кедровые леса) и высокогорный (гольцово-тундровая растительность). Для сектора с недостаточно влажным климатом характерна следующая поясная структура: степной, лесостепной пояс (криофитная) лесостепь, высокогорный пояс (нагорно-степная растительность). При продвижении на юг в каждом поясе растительности происходят последовательные изменения, связанные с общим уменьшением тепло- и влагообеспеченности. В системе высотной поясности наблюдается общее увеличение нижнего и верхнего предела развития степного, лесостепного, лесного и высокогорного поясов (Седельников, 1988; Макунина и др., 2007).

Лесостепной пояс

В умеренно теплой лесостепи Центрального Алтая и Кузнецкого Алатау отмечается самая высокая доля мономорфных ЦП (65.7 %) по сравнению с другими типами растительности. В умеренно теплой лесостепи Центрального Алтая преобладают мономорфные ЦП (см. таблицу). Как мы предполагаем, умеренно теплая лесостепь (кустарниковые луговые степи) — фитоценотический оптимум для мономорфных ЦП. В умеренно теплой лесостепи низкогорий восточного макросклона Кузнецкого Алатау доля мономорфных ЦП *P. fruticosa* ниже (38.5 %), чем в Центральном Алтае (85.7 %). Усиление половой дифференциации *P. fruticosa* в лесостепном поясе Кузнецкого Алатау по сравнению с Центральным Алтаем, по нашему мнению, связано с особенностями развития растительности данной территории.

При уменьшении теплообеспеченности умеренно теплая лесостепь сменяется умеренно холодной лесостепью. Такой вариант горной лесостепи представлен в двух провинциях — Убсунурской равнинной опустыненно-степной и Западно-Саянской горно-таежной. Причем лесостепной пояс первой провинции получает меньшее количество осадков, чем во второй. В результате доля гетероморфных ЦП в лесостепном поясе Убсунурской равнинной опустыненно-степной провинции выше, чем в Западно-Саянской горно-таежной (см. таблицу). В умеренно холодной лесостепи этих двух провинций доля мономорфных ЦП ниже, чем в умеренно теплой лесостепи и составляет в среднем 42.9 %, что связано с более суровыми условиями существования (меньшая теплообеспеченность лесостепного пояса).

Дальнейшее снижение тепло- и влагообеспеченности приводит к развитию высокогорного криофитного варианта лесостепного пояса, встречающегося в Юго-Восточном Алтае. Соответственно при усилении степени экстремальности условий доля мономорфных ЦП еще больше снижается и составляет 8.3 % (см. таблицу). Дело в том, что высокогорная лесостепь не является фитоценотическим оптимумом для мономорфных ЦП из-за жестких условий, связанных со значительным снижением тепло- и влагообеспеченности.

Анализ половой дифференциации ЦП в условиях лесостепного пояса Алтае-Саянской горной области показал, что доля мономорфных ЦП составляет 65.1 % от числа всех изученных. Каждый тип лесостепи (умеренно теплая, умеренно холодная и криофитная) характеризуется своим спектром разнообразия половой структуры ЦП *P. fruticosa*. По мере уменьшения теплообеспеченности горной лесостепи при продвижении на юг Алтае-Саянской горной области наблюдается последовательное увеличение доли гетероморфных ЦП. В наиболее благоприятных условиях горной лесостепи (умеренно теплая) доля мономорфных ЦП максимальная (85.7 %), в наиболее экстремальных условиях (криофитная лесостепь) — минимальная (8.3 %). Среди гетероморфных ЦП в лесостепном поясе чаще всего встречаются ди- и триэцичные ЦП с неравным соотношением половых форм (37 из 39 ЦП). Причем в разных типах горной лесостепи по мере ужесточения условий частота встречаемости гетероморфных ЦП с неравным соотношением половых форм увеличивается: она минимальна в умеренно теплой лесостепи Центрально Алтая (13.6 %) и максимальна в криофитной лесостепи Юго-Восточного Алтая (69.3 %).

Лесной пояс

P. fruticosa очень редко встречается в лесном поясе избыточно влажных и влажных регионов Алтае-Саянской горной области. Согласно литературным данным, *P. fruticosa* отсутствует в лесном поясе наветренной северо-западной части Алтае-

Саянской горной области (Типы лесов.., 1980). По всей видимости, это связано с тем, что данный вид в силу своих эколого-биологических особенностей (Горчаковский, 1960; Ganchev et al., 1982) не в состоянии произрастать в составе подлеска темнохвойных лесов. Высокотравные луга, широко распространенные в таких районах, также препятствуют расселению и возобновлению *P. fruticosa*, не способного выдержать высокой конкуренции со стороны других видов.

В условиях лесного пояса умеренно влажных районов (Центральный Алтай и Кузнецкий Алатау) доля мономорфных ЦП *P. fruticosa* примерно одинакова и варьирует от 47.6 до 50.0 %. Однако, если при переходе от лесостепного пояса к лесному в пределах Центрального Алтая половая дифференциация (число гетероморфных ЦП) усиливается, то в пределах Кузнецкого нагорья она немного уменьшается.

При снижении влагообеспеченности лесного пояса в районах с недостаточным увлажнением (Западно-Саянская горно-таежная провинция) доля мономорфных ЦП *P. fruticosa* уменьшается по сравнению с лесным поясом умеренно влажных районов и составляет 26.7 %. В гетероморфных ЦП также наблюдается перестройка полового спектра: доля ди- и триэцичных ЦП с равным соотношением уменьшается (в сравнении с Центральным Алтаем), а доля ЦП с неравным соотношением увеличивается до 60.0 %. Иными словами, в данных условиях включаются популяционные механизмы (механизм обратной связи и разная требовательность половых форм к факторам окружающей среды), отклоняющие соотношения половых форм в ЦП от теоретически ожидаемого 1 : 1. Такое изменение половой структуры ЦП, несомненно, связано с изменением влагообеспеченности лесного пояса и носит приспособительный характер.

Исходя из анализа половой структуры ЦП лесного пояса районов с умеренным увлажнением и с недостаточным увлажнением, следует, что доля мономорфных ЦП по сравнению с лесостепным поясом этих же районов уменьшилась и составила в среднем 43.6 %. По мере ухудшения условий произрастания данного вида в пределах лесного пояса провинций Центрального Алтая и Западно-Саянской горно-таежной (уменьшение количества выпадаемых осадков) отмечается усиление половой дифференциации *P. fruticosa*: увеличивается доля гетероморфных ЦП в районах с недостаточным увлажнением. Одновременно происходит уменьшение доли ди- и триэцичных ЦП с равным соотношением половых форм. Исключение из данной закономерности составляет половая дифференциация в пределах лесного пояса Кузнецкого нагорья: доля мономорфных ЦП в лесном поясе выше, чем в лесостепном.

Высокогорный пояс

P. fruticosa крайне редко встречается в альпинотипно-луговом типе высокогорий. Распространению этого вида в районах с таким типом высокогорных сообществ, скорее всего, препятствует хорошо развитый подпояс субальпийских лугов и расположенный ниже подпояс темнохвойной тайги и связанных с ним высокотравных лугов. Согласно литературным данными, *P. fruticosa* единично отмечается в высокогорном поясе Кузнецкого Алатау (Седельников, 1979).

В пределах гольцово-тундрового типа высокогорий провинции Центрального Алтая и Западно-Саянской горно-таежной доля мономорфных ЦП *P. fruticosa* примерно одинакова и составляет в среднем 18.7 %. В данных условиях господствуют гетероморфные ЦП, причем встречаемость среди них ЦП с равным соотношением разных половых форм достаточно велика и составляет 30.8 %.

По мере снижения влагообеспеченности высокогорий доля мономорфных ЦП уменьшается и в условиях нагорно-степного варианта высокогорного пояса (провинции Убсунурская равнинная опустыненно-степная и Юго-Восточный Алтай) встречаются только гетероморфные ЦП. По сравнению с гольцово-тундровым типом высокогорий в нагорно-степном варианте среди гетероморфных ЦП происходит уменьшение доли ди- и триэцичных ЦП с равным соотношением половых форм до 14.8 %. Среди гетероморфных преобладают ЦП с доминированием женских особей в половом спектре. Таким образом, по мере уменьшения влагообеспеченности высокогорий в пределах Алтае-Саянской горной области происходит последовательное уменьшение доли мономорфных ЦП, а среди гетероморфных чаще всего встречаются ЦП с преобладанием женских или реже обоеполых особей. Такое изменение половой дифференциации ЦП, несомненно, связано с изменением влагообеспеченности высокогорного пояса и носит явный приспособительный характер.

Рассмотрим главнейшие черты палеогеографии Северной Евразии, в той или иной мере обусловившие формирование современного ареала, биологических свойств и географических особенностей в половой структуре популяций *P. fruticosa*.

Происхождение и история расселения *P. fruticosa*

В Юго-Западном Китае находится центр современного разнообразия рода *Potentilla* (Камелин, 1969). *P. fruticosa* морфологически и кариологически удивительно разнообразен именно в горных районах Центральной, Восточной и юга Северной Азии (горы юга Сибири, Монголия, Китай) (Elkington, 1969, 1984; Klakenberg, 1983). В азиатской части своего ареала *P. fruticosa* отличается наибольшей высотной амплитудой распространения (от подножия гор до высокогорий включительно) и наибольшим размахом приспособленности к разным условиям среды (Горчаковский, 1960, 1963). Именно в горных районах Центральной, Восточной и юга Северной Азии *P. fruticosa* сформировался как вид, а затем стал расселяться в разных направлениях (Elkington, 1969).

Основные экологические свойства *P. fruticosa* (способность произрастать на открытых местах или при легком затенении, на каменистых или слабо задернованных субстратах), по-видимому, вначале сформировались в некоторой первичной адаптивной зоне — области происхождения, формирования и центре расселения вида. Как предполагает Р. В. Камелин (1969), возраст предковых групп, давших начало кустарниковым лапчаткоцветным, — палеоген, а место их развития — субтропические тогда районы всего северного полушария, к северу от Тетиса. Отмеченные главнейшие экологические свойства, характеризующие первичную экологическую нишу популяций *P. fruticosa*, позволяют предположить, что они, по-видимому, возникли и сформировались в период альпийского орогенеза во внутриконтинентальных горных регионах южной части Северной Евразии. Таким регионами могли быть какие-то горные районы Северной Монголии или Северного Китая, или другие континентальные регионы самой южной части Северной Евразии.

Ряд исследователей (Kalkman, 1988; Камелин, 2006а) считают, что первичные популяции этого вида, вероятнее всего, возникли в конце миоцена—начале плиоцена в результате мутаций в популяциях предковых третичных видов. Поздний миоцен, вероятно, представлял собой наиболее благоприятную эпоху по комплексу факторов среды для появления *P. fruticosa*. Миоцен характеризовался довольно быстрым похолоданием и аридизацией климата, началом интенсивного орогенеза (альпийская складчатость), денудации горных склонов и появления горного оледенения.

Скорее всего, уже изначально при освоении горных территорий происходила дифференциация популяций *P. fruticosa* на моно- и гетероморфные. Можно предположить, что практически сразу эти 2 группы популяций располагались на поясно-высотном градиенте в определенной последовательности: мономорфные преобладали в условиях низкогорий, а гетероморфные чаще встречались в высокогорном поясе. Однако, как и в настоящее время, в момент формирования и первоначального освоения *P. fruticosa* в любом поясе был представлен не одним типом популяций, а двумя — моно- и гетероморфными, что обеспечивало более высокую способность к освоению новых мест обитания при дальнейшем расселении вида.

В ископаемом состоянии *P. fruticosa* найден в нескольких местах: в ледниковых и позднеледниковых отложениях на британских островах (Chandler, 1921; Godwin, 1949; Allison et al., 1952) и в Латвии (Аболкалнс, 1959), в позднеледниковых толщах притока р. Оби на Западно-Сибирской низменности (Никитин, 1935). В связи с крайне малым количеством ископаемых остатков проследить детальную историю расселения этого вида в настоящее время не представляется возможным. Наметим лишь основные вехи.

Быстрое похолодание климата Северной Евразии, начавшееся в конце плиоцена и усилившееся в начале плейстоцена, вызвало вымирание теплолюбивых вечнозеленых видов древесных растений субтропической флоры и замену широколиственных лесов светлохвойными (лиственничными и отчасти сосновыми) и мелколиственными (березовыми, осиновыми). В Западной Сибири, на Урале и на севере европейской части СССР в это время особенно широкое распространение получили лиственничные леса (Крашенинников, 1939; Ревердатто, 1940). В лиственничных лесах с их разреженным светлым пологом *P. fruticosa*, отличающийся светолюбием, находит благоприятную обстановку, тогда как в тенистых широколиственных и темнохвойных лесах он расти не может (Ganchev et al., 1982). По всей видимости, в подлеске разреженных светлохвойных лесов *P. fruticosa* был представлен мономорфными популяциями. Распространение лиственничных лесов и вообще светлых разреженных лесов благоприятствовало проникновению данного вида наряду с другими сибирскими растениями через Западно-Сибирскую низменность и область Казахского мелкосопочника на Урал, а затем через Русскую равнину в Европу. По северной части Европы *P. fruticosa* расселился вплоть до Британских островов, куда смог проникнуть по перемычкам суши, неоднократно соединявшим их с материком в плиоцене и в плейстоцене (Вульф, 1944). Как предполагает T. Elkington (1969, 1984), миграции в западном направлении моно- и гетероморфных популяций *P. fruticosa* происходили обособленно. Гетероморфные популяции мигрировали по северному направлению, которое в настоящее время представлено изолированными друг от друга участками ареала от Урала до Западной Ирландии. Мономорфные популяции продвигались более южным маршрутом, ныне представленным частями ареала *P. fruticosa* от Кавказа до Пиренеев (Камелин, 2006б). Скорее всего, на самом деле не было такой дифференцированной миграции: моно- и гетероморфные популяции сосуществовали одновременно на одной территории, но в суровых северных и высокогорных условиях преобладали гетероморфные, которые наиболее адекватно отвечают таким требованиям окружающей среды.

Холодоустойчивость, способность произрастать в местах распространения вечной мерзлоты, выдерживать периодические засухи выработались у *P. fruticosa* позже в результате процессов ксерофитизации и криофитизации как приспособления к изменявшемуся климату (Камелин, 1969).

В период наибольшего (рисского, днепровского) оледенения края ледниковых массивов окаймлялись перигляциальными зонами шириной от 100—250 км в Европе и, по-видимому, до 500—600 км в Западной Сибири. Эти зоны характеризовались слабо протаивающими летом мерзлотными почвами, наледями на поверхности почвы и солифлюкционными явлениями. Перигляциальные зоны европейской части Евразии были заняты кустарниковыми тундрами в сочетании с березовым и сосновым редколесьем (Гричук, 1989). Далее от края ледников располагались более широкие зоны (200—500 км) «холодной плейстоценовой березово-сосново-лиственничной лесостепи» (Крашенинников, 1939) и, наконец, еще дальше — обширные зоны перигляциальных степей. В этот период *P. fruticosa* произрастал в Европе, на Урале и в Сибири в кустарниковых зарослях по берегам рек и ручьев и входил в состав лесостепного комплекса (Крашенинников, 1939; Ревердатто, 1940). В последовавшую межледниковую эпоху *P. fruticosa* стал расселяться особенно активно. Этому способствовало обилие обнаженного каменистого, галечникового и песчаного субстрата (лишенные растительности флювиогляциальные и речные наносы, освободившиеся от оледенения каменистые склоны гор и россыпи). В течение великого межледниковья *P. fruticosa*, вероятно, распространился на большей части Евроы (Hulten, 1937), на Урале и в смежной с ним территории (Горчаковский, 1960, 1963). Таким образом, магистральной зоной расселения *P. fruticosa* в ледниковый период была плейстоценовая лесостепь.

В связи с потеплением климата в голоцене усилилось давление фитоценотических барьеров миграции популяций (лесов широколиственной формации), что повлекло за собой оттеснение *P. fruticosa* из многих районов Европы и полное его исчезновение на территории Русской равнины и Западно-Сибирской низменности (Горчаковский, 1960; Elkington, 1969). Самую существенную роль в этом процессе сыграло сокращение площади обнаженного субстрата (вследствие заселения растительностью) и широкое распространение темнохвойных и вообще тенистых лесов. *P. fruticosa* смог сохраниться в ряде районов Европы (преимущественно в горах и на альварах побережья и островов Балтийского моря) и в горах Урала. *P. fruticosa* на Урале является плейстоценовым реликтом, сохранившимся лишь в тех местах, где ослаблена конкуренция со стороны других кустарников и деревьев (Горчаковский, 1960, 1963). А. В. Куминова (1960) рассматривает присутствие *P. fruticosa* в составе кустарниковых луговых степей как реликт плейстоценового времени, а формирование такой группы формаций относит на послеледниковое или ледниковое время. Описанные В. В. Ревердатто (1940) и К. А. Соболевской (1946) реликтовые ассоциации в степном поясе Хакасии и на Западном Саяне, в состав которых входит *P. fruticosa*, являются фрагментами перигляциальной зоны эпохи оледенения. Данные ассоциации сформировались за счет вытеснения их ледником из альпийской области в степной и лесостепной пояса, где они встречаются в местах, наиболее отвечающих экологической обстановке их прошлого. Именно этим можно объяснить широкое распространение в настоящее время гетероморфных популяций *P. fruticosa* в лесостепном поясе Кузнецкого нагорья.

Рассматривая формирование современного растительного покрова Алтая, А. В. Куминова (1963) выделяет 6 основных генетических групп (фратрий) и *P. fruticosa* относит к горной лесостепной группе. Основой горной лесостепи она считает часть видов хвойно-широколиственных лесов и степных видов-мигрантов из более южных районов, приспособившихся к новым условиям. Основное образование данной группы происходило в ледниковую эпоху, в связи с чем растения должны были вырабатывать черты ксерофитности и психрофитности. Именно компоненты горной лесостепи, по мнению Куминовой (1963), послужили основой для формирования растительности высокогорного пояса. Это привело к тому, что многие виды (в частности, *P. fruticosa*) в равной степени свойственны в настоящее время лесостепным и высокогорным альпийско-луговым формациям. Вероятно, в процессе расселения *P. fruticosa* наблюдалось более или менее дифференцированное освоение моно- и гетероморфными популяциями новых для данного вида территорий и мест произрастания.

P. fruticosa проник в Северную Америку через Берингов пролив из Северо-Восточной Азии. Берингийско-Чукотская платформа была сушей в течение большей части третичного периода, за исключением относительно коротких промежутков времени в середине эоцена, середине и в конце плиоцена, когда здесь существовал морской пролив. В плейстоцене Азиатской и Американский континенты были разделены морским проливом в течение каждого межледниковья и соединялись сушей в течение каждой ледниковой эпохи (Юрцев, 1974). Первоначально он расселился в северо-западной части американского материка и лишь позднее продвинулся на восток и по горным хребтам на юг. В ходе послеледниковых смен растительности *P. fruticosa* был оттеснен из некоторых мест обитания на равнинах, что вызвало раздробленность его ареала в северо-восточной части Северной Америки (Горчаковский, 1960).

В связи с заметным похолоданием климата в позднем голоцене ареал *P. fruticosa* несколько отступил на юг и совпал с современными границами.

На протяжении истории формирования вида *P. fruticosa* в кайнозое палеогеографическая ситуация (в пределах его ареала) неоднократно и во многих случаях коренным образом менялась. В тех или иных частях Евразии возникали и исчезали разные типы барьеров для расселения и межпопуляционных скрещиваний. В конце неогена существовали длительно действовавшие морские барьеры. При этом Кавказ и Карпаты представляли собой острова, окруженные морями и широкими проливами. Более или менее длительная репродуктивная изоляция, несомненно, оказала существенное действие и последействие на структуру и всю последующую динамику популяций вида. В третичном периоде существенных горных преград еще не было, а основными барьерами для встречных миграций популяций *P. fruticosa* служили субтропические вечнозеленые широколиственные и темнохвойные леса, а также морские бассейны.

В плейстоцене, особенно в фазу максимального оледенения, обширные долговременные покровно-ледниковые и почвенно-мерзлотные барьеры существовали между Западной и Восточной Европой, а также вдоль формирующихся горных хребтов Южной Европы (Альп, Карпат, Кавказа), средней и восточной частей Сибири. В разных частях Евразии апериодически возникали и исчезали также морские барьеры, но по сравнению с третичным периодом они были намного кратковременнее.

Наибольшее влияние на дифференциацию и миграцию популяций, по-видимому, могли оказать еще более кратковременные морские, а также фитоценотические барьеры, существовавшие в голоцене. Как и в ранее ледниковое время, действие изоляционных барьеров в голоцене стало, с одной стороны, менее интенсивным из-за поднятия верхней границы леса (уменьшилась роль горно-механических барьеров), а с другой — в ксеротермическую фазу усилилось развитие и экранирующее влияние сообществ широколиственных лесов. Именно поэтому в тех частях ареала *P. fruticosa*, где возникали и в течение многих поколений существенно препятствовали потомкам генов долговременные изоляционные барьеры, наблюдаются более или менее значительные изменения в половых спектрах популяций на той или иной территории или провинции.

Исходя из всего вышесказанного, можно сделать следующие обобщения. Центром происхождения и расселения *P. fruticosa* как вида считается Центральная и Восточная Азия. На основе анализа изменений палеогеографичеких и экологических условий в Северной Евразии можно выделить 3 этапа эволюции *P. fruticosa*: 1. Позднетретичный — *P. fruticosa* произрастал в составе подлеска лиственничных лесов, эволюционируя в направлении криофитности и психрофитности при похолодании климата. 2. Плейстоценовый — в межледниковые эпохи вид заселял обнаженные моренные и флювиогляциальные отложения, эволюционируя в направлении дальнейшей морозо- и засухоустойчивости. 3. Голоценовый — за счет широкого распространения лесных и кустарниковых фитоценозов *P. fruticosa* исчез на большой части своего первоначального ареала, сохранившись в местах, где конкуренция других видов ослаблена.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Н. И. Макуниной за всесторонний и детальный анализ всей работы, ценные консультации и помощь при сборе части материалов исследований, проф. В. А. Черемушкиной за помощь при сборе части материалов исследований и прочтение рукописи статьи, Л. В. Волковой за критические замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Интеграция» (1997—2000 гг.), 6-го конкурса-экспертизы 1999 г. проектов молодых ученых РАН (№ 276), 3-го Лаврентьевского конкурса молодых ученых СО РАН 2003 г. (№ 72), гранта президента РФ (МК-1088.2005.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболкалнс Ю. С. Условия и ход образования голоценовых карбонатных отложений на крупнейших месторождениях Латвии // Матер. по изучению пресноводных известковых отложений. Рига, 1959. Т. 1. С. 81—121.

Волкович В. Б. Соотношение мужских и женских растений в популяциях *Aruncus vulgaris* (*Rosaceae*) и особенности их роста и развития // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 458—465.

Вульф Е. В. Историческая география растений: История флор земного шара. М.; Л., 1944. 546 с.

Геодакян В. А. Количество пыльцы как регулятор эволюционной пластичности перекрестноопыляющихся растений // Докл. АН СССР. 1977. Т. № 6. С. 1460—1463.

Геодакян В. А. Эволюционная роль половых хромосом (новая концепция) // Генетика. 1998. Т. 34. № 8. С. 1171—1184.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в естественных условиях Горного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 92—99.

Годин В. Н. Антэкологические особенности половых форм *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, выращиваемого в Новосибирске // Раст. ресурсы. 2003. Вып. 4. С. 68—76.

Горчаковский П. Л. О распространении и условиях произрастания дазифоры кустарниковой (*Dasiphora fruticosa*) в связи с реликтовой природой ее уральских местонахождений // Зап. Свердл. отд. ВБО. Свердловск, 1960. Вып. 1. С. 3—22.

Горчаковский П. Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М., 1963. Вып. 4. С. 285—375.

Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М., 1989. 183 с.

Деев С. В., Сидорский А. Г. Раздельнополые формы покрытосеменных растений во флоре европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 4. С. 534—538.

Демьянова Е. И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 36 с.

Заугольнова Л. Б. Понятие оптимумов у растений // Журн. общ. биол. 1985. Т. 44. № 4. С. 444—452.

Камелин Р. В. Материалы к флоре Памиро-Алая. *Potentilla biflora* Willd. // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 380—388.

Камелин Р. В. Розоцветные (*Rosaceae*). Барнаул, 2006а. 100 с.

Камелин Р. В. Материалы к анализу флоры Кавказа. О некоторых особенностях состава флоры Кавказа и их значении для понимания истории флоры этой страны // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 5. С. 649—673.

Комаревцева Е. К., *Годин В. Н.* Онтогенез *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2000. С. 30—38.

Крашенинников И. М. Основные пути развития Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Советская ботаника. 1939. № 6—7. С. 67—99.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Куминова А. В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М., 1963. Вып. 4. С. 438—461.

Макунина Н. И., *Мальцева Т. В.*, *Паршутина Л. П.* Горная лесостепь Тувы // Раст. России. 2007. Вып. 10. С. 61—89.

Никитин П. А. Коссожские флоры Западной Сибири // Тр. Биол. НИИ при ТГУ. Томск, 1935. Т. 1. С. 95—107.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 304 с.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л., 1979. 111 с.

Поликарпов Н. П., *Чебакова Н. М.*, *Назимова Д. И.* Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск, 1986. 226 с.

Пономарев А. Н., *Демьянова Е. И.* К изучению гинодиэции у растений // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 3—15.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. Тр. БИН АН СССР. М.; Л., 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7—205.

Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985. 256 с.

Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 424 с.

Ревердатто В. В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири // Советская ботаника. 1940. № 2. С. 48—64.

Санников С. Н., *Петрова И. В.* Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург, 2003. 248 с.

Седельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука, 1979. 168 с.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 1988. 188 с.

Соболевская К. А. К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей // Изв. ЗСФ АН СССР. Сер. биол. 1946. № 1. С. 33—40.

Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск, 1980. 336 с.

Тихонова И. В. Половая структура популяций сосны обыкновенной в условиях сухой степи // Экология. 2003. № 6. С. 410—414.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Шереметьев С. Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 561—571.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Allison J., *Godwin H.*, *Warren S. H.*, *Hinton M. A.* Late-glacial deposits at Nazeing in the Lea Valley, North London // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci. 1952. Vol. 236. N 632. P. 169—240.

Chandler M. E. J. The arctic flora of the Cam Valley at Barnwell, Cambridge // Quart. J. Geol. Soc. London. 1921. Vol. 77. N 1. P. 4—22.

Davidson C. G., *Lenz L. M.* Experimental taxonomy of *Potentilla fruticosa* // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. N 12. P. 3520—3528.

Elkington T. T. Cytotaxonomic variation in *Potentilla fruticosa* L. // New. Phytol. 1969. Vol. 68. N 2. P. 151—160.

Elkington T. T. Cytogenetic variation in the British Flora: origins and significance // New Phytol. 1984. Vol. 98. N 1. P. 101—118.

Elkington T. T., *Woodell S. R. J.* Biological flora of the British Isles. *Potentilla fruticosa* L. // J. Ecology. 1963. Vol. 51. N 4. P. 769—781.

Ganchev S., *Iotzova-Baurenska N.*, *Meshinev T.*, *Bojadzijsky M.* The influence of the light regime on the growth of *Potentilla fruticosa* in Beglika region — West Rhodopes // Ecologija. 1982. Vol. 10. N 1. P. 3—12.

Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin, 1999. 305 p.

Godwin H. The spreading of the British Flora // J. Ecol. 1949. Vol. 37. N 1. P. 140—147.

Hulten E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period. Stockholm, 1937. 168 p.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Klackenberg J. The holarctic complex *Potentilla fruticosa* (*Rosaceae*) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 2. P. 181—191.

Richards A. J. Notes on the sex and age of *Potentilla fruticosa* in upper Teesdale // Trans. Natur. Hist. Soc. Northumbra. 1975. Vol. 42. N 3. P. 84—97.

Tornblom G. Some notes respecting *Potentilla fruticosa* // Svensk Bot. Tidskrift. 1911. Vol. 5. P. 91—132.

SUMMARY

Sexual structure of 154 coenopopulations of *Potentilla fruticosa* was studied in different communities of the forest-steppe, forest and high-mountain belts in five provinces of Altai-Sayan mountain region. Two types of coenopopulations, monomorphic and heteromorphic, were distinguished by a sexual spectrum. Heteromorphic coenopopulations were divided into 7 groups by sexual form ratio. Monomorphic coenopopulations dominated in the forest-steppe belt of the Central Altai. Strengthening sexual differentiation in *P. fruticosa* coenopopulations was noted with increasing altitude: monomorphic coenopopulations gave way to heteromorphic ones. Strengthening sexual differentiation in *P. fruticosa* coenopopulations was not revealed when passing from the forest-steppe belt to the forest one in the Kuznetsk Highland province. Importance of a sex-associated variation for existence of *P. fruticosa* and its relation with ecological-geographical conditions of growth are discussed.

УДК 581.8 : 582.572.2 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 9

© Е. А. Мирославов, Е. М. Бармичева, Н. В. Ходорова

СТРУКТУРА ТАПЕТУМА И ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА *SCILLA SIBIRICA* (*LILIACEAE*) В ОТКРЫТОМ И ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ

E. A. MIROSLAVOV, E. M. BARMICHEVA, N. V. KHODOROVA.

THE TAPETUM AND POLLEN GRAIN STRUCTURE IN *SCILLA SIBIRICA* (*LILIACEAE*) FROM OUTDOORS AND INDOORS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: miroslavov@mail.ru
Поступила 14.12.2007

Проведено сравнительное изучение субмикроскопического строения клеток тапетума и пыльцевого зерна у ранневесеннего эфемероида *Scilla sibirica* L., растущего в открытом и закрытом грунте. В открытом грунте в конце июля в клетках тапетума выявляются сильно вытянутые цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР). В середине августа клетки тапетума становятся двуядерными. В это время формируются тетрады микроспор. В сентябре ГЭР высоко развит. Около его цистерн выявляются массивные электронно-плотные включения. В микроспорах амилопласты содержат много довольно крупных крахмальных зерен. Вакуоль имеет неправильную форму. В октябре ГЭР развит слабо. Среди массивных образований полленкита изредка выявляются лишь отдельные профили срезов его цистерн. Пыльцевые зерна двуклеточные. Их амилопласты содержат довольно мелкие крахмальные зерна. Около оболочки, разделяющей вегетативную и генеративную клетки, находятся липидные капли. Вакуоли мелкие, немногочисленные. В ноябре содержимое клеток тапетума находится в полости гнезда пыльника. Оно представлено главным образом массивными электронно-плотными образованиями, между которыми находятся островки цитоплазмы. Лейкопласты вегетативной клетки содержат единичные крахмальные зерна. В декабре содержимое клеток тапетума практически разрушено. Амилопласты вегетативной клетки плотно заполнены крупными крахмальными зернами, имеют обкладки ГЭР. Вакуолизация клеток слабая. В январе и феврале в строении пыльцевых зерен заметных изменений не обнаружено. В начале ноября несколько луковиц пролески были перенесены в оранжерею. В середине ноября характеристика клеток пыльцевых зерен существенно отличается от контрольных (парк). В ядре генеративных клеток образовались скопления конденсированного хроматина, прилегающие к его оболочке. Система крист некоторых митохондрий редуцирована. Их матрикс электронно-прозрачный. В декабре все митохондрии в той или иной степени разрушены, а оболочки многих разорваны. Амилопласты на значительном протяжении также лишены оболочки. В этих местах матрикс пластид и крахмального зерна имеют непосредственный контакт с цитоплазмой. В цитоплазме сформировались многочисленные автофаговые вакуоли. Они образовались даже в ядре. Все перечисленные признаки свидетельствуют об апоптозе. В январе протопласт клеток полностью разрушается. Обсуждаются результаты полученных данных.

Ключевые слова: апоптоз, пыльник, тапетум, пыльцевое зерно, ультраструктура, *Scilla sibirica*.

Для прохождения полного цикла развития целому ряду растений умеренных широт необходима пониженная температура. Из культурных растений к ним, в частности, относятся озимые злаки (пшеница), представители рода *Brassica* (Разумов, 1961). Цветочные почки смородины, лишенные холода, также не проходят полного цикла развития (Витковский, 1959, 1963). Ранневесенние эфемероиды, луковицы и клубни которых на осенне-зимнее время переносят в оранжерею, не зацветают или их генеративные органы оказываются недоразвитыми (Горышина, 1965; Скрипчинский, Скрипчинский, 1961; Скрипчинский и др., 1968; Le Nard, Cohat, 1968; Печеницын, 1990; Lambrechts et al., 1994). Определенным видам грибов также нужен «холодовой шок» (Яковлев и др., 2000). Потребность в холоде испытывают и насекомые (Горышина, 1979). Таким образом, указанная закономерность является общебиологической. Однако до настоящего времени практически мало известно о структурной реакции растений на субклеточном уровне в ответ на пониженную температуру. Одна из подобных работ выполнена на хлоропластах мезофилла листа тополя (Sagisaka, 1992), другие посвящены изучению луковиц и клубней ранневесенних эфемероидов (Мирославов, Бармичева, 2005; Мирославов и др., 2005; Ходорова и др., 2007). Вместе с тем отсутствие холода особенно сильно влияет на генеративные структуры (Скрипчинский и др., 1968). Этим и определяется выбор объекта данного исследования.

Материал и методика

В качестве объекта исследования взяты развивающиеся пыльники ранневесеннего эфемероида *Scilla sibirica* L., растущего в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Для сравнения были изучены пыльники растений, перенесенных в ноябре в оранжерею. Для исследований брали пыльники на разных стадиях развития. Фиксация образцов проводилась через 10—30 дней начиная с 10 августа и до февраля включительно. Материал фиксировали в смеси 2.5%-го параформальдегида (Serva, Германия) и 2%-го глутаральдегида (Serva, Германия) на 0.1 М фосфатном буферном растворе (pH 7.4), затем отмывали в этом же буферном растворе в течение 1 ч и повторно фиксировали в 2%-м OsO_4 на том же буферном растворе в течение 3—4 ч при комнатной температуре. После осмиевой фиксации образцы промывали в серии спиртов с повышением концентрации, затем в абсолютном ацетоне и заливали эпоксидной смесью аралдит М-эпон (Fluka, Швейцария). Срезы изготавливали на ультрамикротоме LKB-III. Полутонкие срезы окрашивали раствором 0.1%-го толуидинового синего. Ультратонкие срезы окрашивали 3.5%-м уранилацетатом на ацетатном буферном растворе и цитратом свинца (Reynolds, 1967). Ультратонкие срезы просматривали и фотографировали на трансмиссионном электронном микроскопе Hitachi-H600.

Результаты исследований

I. Открытый грунт

Генеративные структуры *S. sibirica* дифференцируются в конце лета. В начале августа полностью сформирована стенка пыльника. Она состоит из 4 слоев клеток: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Спорогенные клетки имеют строение, сходное с клетками апикальной меристемы.

Стадия микроспороцитов (начало августа). Клетки тапетума одноядерные. Пластиды представлены мелкими лейкопластами, не имеющими крахмала. Митохондрии округлые, с довольно хорошо развитой системой крист. ГЭР развит сравнительно хорошо. Рибосомы представлены моносомами. Изредка выявляются липидные капли. Вакуоли мелкие, встречаются редко (табл. I, *1*). Строение микроспороцитов не отличается от строения клеток апикальной меристемы. В дальнейшем, при описании клеток тапетума, микроспор и пыльцевых зерен, основное внимание будет обращено лишь на те признаки, по которым произошли изменения.

Стадия тетрад микроспор (начало сентября). Клетки тапетума двуядерные (табл. I, *2*). Амилопласты имеют периферический ретикулум и, как правило, одно крупное крахмальное зерно (табл. I, *2*, *3*). Митохондрии чаще всего удлиненные, матрикс плотный. Рибосомы густо располагаются в цитозоле, поэтому общий фон цитоплазмы темный (табл. I, *2*). К этому времени образовались тетрады микроспор и сформировалась их оболочка, содержащая каллозу (табл. I, *4*).

Стадия вакуолизированных микроспор. В начале сентября в пластидах клеток тапетума крахмальных зерен нет (табл. II, *1*). ГЭР высоко развит, скопления его идущих параллельно друг другу цистерн выявляются практически в каждой клетке (табл. II, *2*). Около таких образований находятся массивные включения, существенно различающиеся по электронной плотности (табл. II, *3*). В микроспорах глыбки конденсированного хроматина равномерно распределены по всему срезу ядра (табл. II, *4*). Довольно мелкие амилопласты заполнены небольшими крахмальными зернами (табл. II, *4*, *5*). Их парциальный объем составляет 44.5 ± 3.39 %. Митохондрии округлые, немногочисленные. Рибосомы представлены редко расположенными моносомами. Вакуоль неправильной формы (табл. II, *4*). В середине сентября оболочки клеток тапетума полностью разрушены. Клетки отделены от полости гнезда пыльника только тонопластом (табл. III, *1*). ГЭР высоко развит. В стопках его цистерн часто насчитывается более 10 профилей их срезов (табл. III, *3*). Основной объем клетки заполнен массивными плотными включениями. Они обычно имеют окаймление повышенной плотности (табл. III, *2*).

Стадия двуклеточных пыльцевых зерен. В середине октября в пыльцевых зернах оболочка, разделяющая генеративную и вегетативную клетки, состоит из двух мембран (табл. III, *4*). Генеративная клетка мелкая. Ее основной объем занимает крупное ядро. Глыбки конденсированного хроматина равномерно распределены по всей площади среза (табл. III, *4*). Пристенный слой цитоплазмы тонкий, с ограниченным числом органелл (табл. III, *4*). Ядро вегетативной клетки по размеру сопоставимо с ядром генеративной клетки. Конденсированный хроматин зернистый, с мелкими глыбками (табл. III, *4*). Амилопласты содержат округлые крахмальные зерна, парциальный объем которых составляет около 31 %. Митохондрии многочисленны. Они нередко образуют скопления. Около оболочки, разделяющей вегетативную и генеративную клетки, со стороны первой находятся отдельные липидные капли, резко различающиеся по размерам (табл. III, *4*). Вакуоли мелкие, немногочисленные. В генеративной клетке они практически отсутствуют.

В начале ноябре содержимое клеток тапетума находится в локуле. Оно представлено главным образом массивными электронно-плотными образованиями, между которыми просматриваются фрагменты цитоплазмы. В этих фрагментах еще выявляются отдельные цистерны ЭР, имеющего расширенные полости (табл. III, *5*). В пыльцевых зернах около оболочки, разделяющей вегетативную и генеративную клетки, находятся единичные липидные капли (табл. III, *6*). Лейкопласты нередко имеют обкладки ЭР (табл. IV, *1*). Обращает на себя внимание то, что цистерны ретикулума находятся главным образом около пластид, образуя обкладки (табл. IV, *1*).

В конце декабря в липидных каплях и содержимом крахмальных зерен зрелых пыльцевых зерен по сравнению с предыдущим сроком произошли существенные изменения. Крахмальные зерна стали значительно крупнее. Изменилась даже их форма. На срезах они, как правило, имеют вид шестигранника (табл. IV, *3*). Это обусловлено тем, что амилопласты буквально забиты крахмальными зернами, которые очень плотно упакованы в пластиде. Почти каждая пластида имеет обкладку ГЭР, которая чаще всего окружает пластиду полностью или прилегает к ней на значительном протяжении. Наружная мембрана цистерны ретикулума несет рибосомы. Мембрана, прилегающая к пластиде, практически лишена рибосом (табл. IV, *2*). Значительно крупнее стали липидные капли. Увеличилась их численность. Они почти вплотную прилегают друг к другу (табл. IV, *3*).

В январе в строении пыльцевых зерен заметных изменений не обнаружено. Не изменилась их структура и в феврале (табл. IV, *4*).

II. Закрытый грунт

В октябре клетки тапетума и микроспор у растений *S. sibirica*, находившихся как в открытом грунте, так и перенесенных в оранжерею, имели сходное строение. К ноябрю клетки тапетума дегенерируют. В начале ноября в пыльцевых зернах растений в закрытом грунте выявляются признаки, по которым они существенно отличаются от контрольных растений (парк). В ядрах генеративных клеток обнаруживаются скопления конденсированного хроматина (табл. V, *1*), сильно различающиеся по своим размерам. Возможно, это зависит от того, в каком месте таких образований прошел срез. Некоторые митохондрии набухли, их матрикс стал менее плотным, в результате чего в них образовались обширные электронно-прозрачные участки (табл. V, *2*). Число крист в таких митохондриях сравнительно низкое. Остальные митохондрии, а их подавляющее большинство, имеют обычное строение (табл. V, *3*).

В декабре в вегетативных клетках сформировались автофаговые вакуоли (табл. V, *4*). Вакуолизация клеток значительно увеличилась. Автофаговые вакуоли сформировались и в генеративной клетке, в том числе в ядре. В этих случаях неконденсированный хроматин теряет свой обычный вид. Обнаруживаются лишь его небольшие фрагменты (табл. VI, *1*). Не выявляется и оболочка ядра. Кроме того, на предполагаемом месте ядра находятся мелкие образования, ограниченные неопределенной мембраной, имеющие электронно-прозрачное содержимое (табл. VI, *1*). В силу этого точно определить границы ядра не представляется возможным. Вместе с тем, ориентируясь на оболочку, разделяющую вегетативную и генеративную клетки, и на наличие липидных капель, находящихся в ее складках, можно с уверенностью говорить о том, что на описанных фотографиях находится сильно разрушенное ядро.

Продолжается деструкция и митохондрий. В это время нет типичных митохондрий, описанных ранее у растений из открытого грунта. Все они в той или иной степени разрушены. В оболочке некоторых митохондрий образовались обширные разрывы (табл. VI, *2*). У других митохондрий в просветленном матриксе сформировались пузыревидные структуры (табл. VI, *4*). Показательна и топография митохондрий. Они располагаются по всему срезу клетки, но тяготеют к ядру, плотно прилегая к нему и контактируя друг с другом (табл. VI, *5*). В результате этого вокруг ядра создается практически сплошной покров, состоящий из митохондрий.

Глубокие деструктивные изменения наблюдаются и в строении амилопластов. В обкладках эндоплазматического ретикулума и оболочке пластиды образуются обширные разрывы (табл. VI, *3*). В этих местах цистерна ретикулума отходит от пластиды (табл. VI, *3*). В зоне разрыва амилопласты теряют оболочку, и цитоплазма непосредственно контактирует с матриксом пластиды и крахмальными зернами (табл. VI, *3*). Последние имеют различные очертания и структуру. У одних очертания крахмальных зерен, как обычно, четкие, у других — размытые. Крахмальные зерна часто имеют повышенную электронную плотность (табл. VI, *3*), при этом структура крахмала зернистая. Их размеры, как правило, минимальны (табл. VI, *3*). По всей вероятности, данные признаки указывают на начавшиеся процессы лизиса крахмальных зерен.

В декабре протопласт пыльцевых зерен полностью разрушен (табл. VII).

Обсуждение

По классификации О. П. Камелиной (1994), тип тапетума у *S. sibirica* секреторный, клеточный, без реорганизации в дальнейшем. Его формирование у пролески начинается в конце лета. В начале августа в клетках тапетума выявляются сильно вытянутые профили цистерн ГЭР — наиболее характерные черты строения этой ткани. Судя по степени развития ГЭР, максимальная активность тапетума наблюдается в сентябре. В октябре она резко падает. В это время обнаруживаются лишь отдельные цистерны ГЭР с сильно расширенными полостями. Вскоре протопласт полностью отмирает.

В осенне-зимнее время происходит и формирование пыльцевых зерен. В начале сентября образуются тетрады микроспор. В конце месяца выявляются одиночные микроспоры. В октябре происходит деление ядра микроспоры и формируются вегетативная и генеративная клетки. Во время осенне-зимнего «покоя» существенные изменения происходят и в строении амилопластов. В сентябре они имеют типичное строение. Тилакоиды у них практически отсутствуют. В строме находятся крахмальные зерна, занимающие основной объем пластиды. В ноябре образуются обкладки ГЭР. В декабре они встречаются у подавляющего большинства амилопластов. При этом, как правило, обкладки целиком окружают их или прилегают к ним на значительном протяжении. Мембрана цистерны ретикулума, контактирующая с оболочкой пластиды, лишена рибосом. На другой мембране они густо располагаются. Обращает на себя внимание и то, что обычные цистерны ГЭР, т. е. несущие рибосомы на обеих мембранах, выявляются очень редко. Таким образом, почти весь ГЭР в этом случае представлен практически одними обкладками. Комплексы пластида-ГЭР являются характерной чертой терпиноидогенных клеток (Васильев, 1977). К терпеноидам относятся и гиббереллины. По данным Л. Е. Муравник и А. Н. Ивановой (2003, 2004), пластиды, имеющие обкладки ЭР, могут принимать участие в биосинтезе нафтохинонов. Какую функцию выполняют комплексы пластида-ГЭР вегетативных клеток пыльцевых зерен, сказать трудно. Вместе с тем с большой долей уверенности можно говорить о том, что формирование таких сложных структур, безусловно, указывает на очень важный аспект их метаболизма. Его еще предстоит выяснить.

В холодное время существенно изменяется и содержание запасных питательных веществ. Парциальный объем крахмальных зерен амилопластов микроспор составляет около 44 % (сентябрь). В пластидах пыльцевых зерен он значительно ниже (октябрь—ноябрь). В декабре данный показатель достигает максимальных значений — 63.36 ± 2.7 %.

В вегетативных органах (клетки апикальной меристемы, мезофилла вечнозеленых растений, коры) при смене сезонов года содержание крахмала также сильно колеблется. Летом парциальный объем крахмальных зерен велик. Осенью он значительно понижается. Зимой крахмальные зерна в пластидах чаще всего отсутствуют. Весной они снова накапливаются (Наумова, Мирославов, 1986; Котеева, 2002; Pomeroy, Siminovitch, 1971; Wisniewski, Ashworth, 1986; Sauter et al., 1996). Полагают, что снижение парциального объема крахмальных зерен связано с гидролизом крахмала и накоплением сахаров. Известно, что сахара являются криопротектантами, и увеличение их содержания способствует повышению морозоустойчивости растений.

В микроспорах *S. sibirica* сезонное изменение содержания крахмала, как уже было сказано выше, носит иной характер. В зимнее время оно максимально. Следовательно, ни гидролиза крахмала, ни накопления сахаров в микроспорах в это время нет. Таким образом, повышенное содержание парциального объема крахмальных зерен в пыльниках *S. sibirica* не имеет адаптивного характера.

В работе, выполненной на летневегетирующем растении *Citrus sinensis* (Миляева, Цингер, 1968), показано, что крахмал накапливается в клетках стенки пыльника во время мейоза. На стадии тетрад его количество быстро падает. В это же время наблюдается отложение крахмала в развивающихся пыльцевых зернах. По мнению авторов, клетки стенки пыльника являются как бы резервуаром, в котором накапливаются запасные питательные вещества для нужд формирующихся пыльцевых зерен. Аналогичные данные получены С. А. Резниковой (1984) при изучении пыльников *Lilium candidum*. По всей вероятности, крахмал, накапливающийся в амилопластах микроспор *S. sibirica*, расходуется на их развитие.

Таким образом, во время осенне-зимнего «покоя» в клетках тапетума и микроспор *S. sibirica* происходят глубокие структурные изменения. Определенные фазы микро- и мегаспорогенеза были выявлены еще на уровне светового микроскопа (Устинова, 1949).

У контрольных растений *S. sibirica* (парк) формирование пыльцевых зерен начинается осенью и заканчивается весной. У растений, перенесенных в оранжерею, в январе происходит их полная деструкция. После перенесения луковиц в оранжерею уже через десять дней около оболочки ядра генеративной клетки образуются скопления конденсированного хроматина, являющегося первым признаком апоптоза, выявляющемся на субклеточном уровне как у растений (Papini et al., 1999; Бакеева и др., 2005), так и у животных (Новожилова и др., 1996). Кроме того, при программированной клеточной смерти увеличивается общее содержание конденсированного хроматина (Самуилов и др., 2000; Gunawardena et al., 2005).

Существенные изменения происходят и в строении митохондрий. В матриксе некоторых органелл образуются сравнительно крупные пузырьки. Такие структуры, в частности, обнаружены в митохондриях клеток тапетума и среднего слоя стенки пыльника, а также в пыльцевых зернах *Lilium hybrida* (Varnier et al., 2005). Полагают, что такие пузырьки являются автофаговыми вакуолями (Clément et al., 1998).

В настоящее время митохондрии рассматриваются как органеллы, играющие важную роль в программированной клеточной смерти (Lam et al., 2001; Yao et al., 2004; Vianello et al., 2007). Показано, что в процессе апоптоза ряд растворимых белков может выходить из митохондрий в цитоплазму, в том числе и цитохром С, являющийся апоптогенным фактором (Самуилов и др., 2000). Это связано и с определенными деструктивными изменениями митохондрий. У *S. sibirica* они выявляются достаточно четко. Оболочки митохондрий часто бывают разорванными. Показательна в этой связи и топография митохондрий. В вегетативной клетке *S. sibirica* полуразрушенные митохондрии буквально сплошным чехлом окружают ядро, плотно прилегая к нему и друг к другу. Известно, что в процессе апоптоза замыкающих клеток устьиц гороха, вызванного цианидом, ядра в некоторых местах утрачивают оболочку. На этих участках митохондрии имеют непосредственный контакт с хроматином (Бакеева и др., 2005). Таких картин нами не выявлено. Вместе с тем непосредственные контакты митохондрий с оболочкой ядра — явление неслучайное и в контроле не обнаруживается.

Существенные различия имеются и в степени вакуолизации пыльцевых зерен. У растений, находящихся в парке, стадия вакуолизации пыльцевых зерен заканчивается практически в декабре. У особей, перенесенных в оранжерею, напротив, с декабря вакуолизация только усиливается. Происходит это следующим образом. В декабре в вегетативной клетке образуются автофаговые вакуоли. Сначала в них еще выявляются продукты лизиса цитоплазмы. Потом они исчезают. Вакуоль не имеет никаких включений и становится электронно-прозрачной. Как известно, автофаговые вакуоли содержат различные гидролитические ферменты. При определенных условиях они могут перемещаться в цитоплазму, вызывая ее разрушение (Hatsugai et al., 2004, 2006). Экспериментально доказано, что лизис протопласта играет ведущую роль в программированной клеточной смерти у растений (De Jong et al., 2000).

Таким образом, у растений, лишенных пониженных температур, выявляются четкие признаки апоптоза. Как известно, программируемая клеточная смерть призвана способствовать нормальному развитию биологических систем (Самуилов и др., 2000). Для *S. sibirica* нормой является прохождение определенных фаз развития в осенне-зимнее время. Без пониженных температур этого периода *S. sibirica* не проходит полный цикл своего развития. Растение даже не зацветает. Столь сильное отклонение от обычного, скорее всего, и обусловливает программируемую клеточную смерть пыльцевых зерен.

Таким образом, нами впервые показано, что отсутствие холода может индуцировать апоптоз клеток пыльцевых зерен у ранневесенних эфемероидов.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49028).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакеева Л. Е., Дзюбинская Е. В., Самуилов В. Д. Программируемая клеточная смерть у растений: ультраструктурные изменения в устьичных клетках гороха // Биохимия. 2005. Т. 70. № 9. С. 1171—1185.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 207 с.

Витковский В. Л. Влияние пониженной и повышенной температуры в осенне-зимнее время на состояние почек черной смородины // Докл. АН СССР. 1959. Т. 126. № 45. С. 890—893.

Витковский В. Л. Стадийное развитие почек древесных растений // Физиол. раст. 1963. Т. 10. № 2. С. 148—157.

Горышина Т. К. Регулирование ритма сезонного развития ранневесенних дубраных эфемероидов в экспериментальных условиях // Физиол. раст. 1965. Т. 12. № 3—4. С. 549—550.

Горышина Т. К. Экология растений. М., 1979. 368 с.

Камелина О. П. Тапетум. Эмбриология цветковых растений. Терминология концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 46—47.

Котеева Н. К. Особенности сезонной ритмики ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвои *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 50—60.

Миляева Э. Л., Цингер Н. В. Крахмал в развивающихся пыльниках *Citrus sinensis* (цитологическое и электронно-микроскопическое изучение) // Физиол. раст. 1968. Т. 15. № 2. С. 303—307.

Мирославов Е. А., Бармичева Е. М. Сезонная ритмика структуры лейкопластов чешуй луковицы *Scilla sibirica* L. // Цитология. 2005. Т. 47. № 12. С. 1035—1038.

Мирославов Е. А., Бармичева Е. М., Ходорова Н. В. Сезонные изменения структуры клеток основной ткани донца луковицы *Scilla sibirica* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1430—1435.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Особенности ультраструктуры листовых железок у *Droseracea* в связи с синтезом нафтохинонов. 2. Цитоплазма // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 59—68.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Сравнительная характеристика пластид железистых волосков представителей *Drosera* (*Droseraceae*) в связи с синтезом нафтохинонов // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 543—557.

Наумова Л. В., Мирославов Е. А. Сезонные изменения ультраструктуры клеток феллодермы *Phellodendron amurense* (*Rutaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 200—206.

Новожилова А. П., Плужников Н. Н., Новиков В. С. Механизмы клеточной смерти: проблемы и перспективы // Программируемая клеточная гибель / Под ред. В. С. Новикова. СПб., 1996. С. 9—30.

Печеницын В. П. Влияние температуры на морфогенез среднеазиатских тюльпанов. Ташкент, 1990. 81 с.

Разумов В. И. Среда и развитие растений. Л.; М., 1961. 366 с.

Резникова С. А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 272 с.

Самуилов В. Д., Олескин А. В., Лагунова Е. М. Программируемая клеточная смерть // Биохимия. 2000. Т. 65. № 8. С. 1029—1046.

Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В. Влияние пониженной температуры на рост и развитие весенне-цветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 949—958.

Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Г. Роль температуры в годичном цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1233—1245.

Устинова Е. И. Ритм развития конуса нарастания в луковицах пролески (*Scilla sibirica* L.) в осенне-зимнее время // Докл. АН СССР. 1949. Т. 114. № 6. С. 853—856.

Ходорова Н. В., Котеева Н. К., Мирославов Е. А. Изменения ультраструктуры клеток флоэмной паренхимы клубня *Corydalis bracteata* (*Fumariaceae*) в открытом и закрытом грунте // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1011—1023.

Яковлев А. Ю., Петров А. Н., Пензина Т. А. и др. Влияние отрицательных температур на рост мицелия и жизнеспособность плодовых тел некоторых высших ксилотрофных базидиомицетов // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. № 6. С. 56—62.

Clément C., Laporte P., Audran J. C. The loculus content and tapetum during pollen development in *Lilium* // Sex Plant Reprod. 1998. Vol. N 2. P. 94—106.

De Jong A. J., Hoeberichts F. A., Yakimova E. T. et al. Chemical-induced apoptotic cell death in tomato cells: involvement of caspase-like proteases // Planta. 2000. Vol. 211. P. 656—662.

Gunawardena A. H., Sault K., Donelly P. et al. Programmed cell death and leaf morphogenesis in *Monstera oblique* (*Araceae*) // Planta. 2005. Vol. 221. P. 607—618.

Hatsugai N., Kuroyanagi M., Yamada K. et al. A plant vacuolar protease, VPE, mediates virus-induced hypersensitive cell death // Science. 2004. Vol. 305. P. 855—858.

Hatsugai N., Kuroyanagi M., Nishimura M., Hara-Hishimura I. A cellular suicide strategy of plants: vacuole-mediated cell death // Apoptosis. 2006. Vol. 11. P. 905—911.

Lam E., Kato N., Lawton M. Programmed cell death, mitochondria and plant hypersensitive response // Nature. 2001. Vol. 411. P. 848—853.

Lambrechts H., Rook F., Kollöfel C. Carbohydrate status of tulip bulbs during cold-induced flower stalk elongation and flowering // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. N 2. P. 515—520.

Le Nard M., Cohat J. Influence des températures de conservation des bulbes sur l'élongation, la floraison et la bulbification de la tulipe (*Tulipa gesneriana* L.) // Ann. l'amél. plantes. 1968. T. 18. N 2. P. 181—215.

Papini A., Mosti S., Brighigna L. Programmed cell-death events during tapetum development of angiosperms // Protoplasma. 1999. Vol. 207. P. 213—221.

Pomerov M. K., Siminovitch D. Seasonal cytological changes in secondary phloem parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* in relation to cold hardiness // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. N 5. P. 787—795.

Reynolds E. S. The use of lead citrate at high pH as en electron-opaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. 1967. Vol. 17. P. 208—212.

Sagisaka S. A cold environment is prerequisite for formation of «plastid initials» in winter buds of poplar // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. N 4. P. 1657—1663.

Sauter J. J., Wisniewski M., Witt W. Interrelationship between ultrastructure, sugar levels, and frost hardinessof ray parenchyma cells during frost acclimation and deacclimation in poplar (*Populus* × *canadensis* Moench. [robusta]) wood // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 149. P. 451—461.

Varnier A.-L., Mazeyrat-Gourbeyre Fl., Sangwan R. S., Clément C. Programmed cell death progressively models the development of anther sporophytic tissues from the tapetum and is triggered in pollen grains during maturation // J. Struct. Biol. 2005. Vol. 152. N 2. P. 118—128.

Vianello A., Zancani M., Peresson C. et al. Plant mitochondrial pathway leading to programmed cell death // Physiol. Plantarum. 2007. Vol. 129. P. 242—252.

Wisniewski M., Ashworth N. E. A comparison of seasonal ultrastructural changes in stem tissues of peach (*Prunus persica*) that exihibit contrasting mechanisms of cold hardiness // Bot. Gaz. 1986. Vol. 147. N 4. P. 407—417.

Yao N., Eisfelder B. J., Marvin J., Greenberg J. T. The mitochondrion — an organelle commonly involved in programmed cell death in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. 2004. Vol. 40. P. 596—610.

SUMMARY

A study of tapetum cells and pollen grains ultrastructure in early spring plant *Scilla sibirica* was done. At the end of July rough endoplasmic reticulum (RER) oblong cisterns are recognized. In the middle of August tapetum cells become binuclear. At this time tetrads of microspores are formed. In September RER is highly developed. Massive electron-dense inclusions, which are probably sporopollenin, are present near RER cisterns. Microspores are uninuclear. Microspores' amyloplasts contain many rather large starch grains. Microspores' vacuole is characterized by an irregular form. In October RER is weakly developed. Only single profiles of its cisterns are rarely recognized amongst massive pollenkit. Pollen grains' amyloplasts contain quite small starch grains. Lipid drops are present near the envelope that separates generative and vegetative cells. Vacuoles are small and few in number. In November tapetum cells contents is present in the loculus. The major volume is occupied by massive elector-dense inclusions and only minor cytoplasm parts are revealed among them. Vegetative cell's leucoplasts contain single starch grains. Tapetum contents is almost disrupted by December. Vegetative cell's amyloplasts are fulfilled by large starch grains and have contacts with RER. Vacuoles are few. In January and February pollen grains structure is not changed. The obtained data are discussed.

The plants were brought into a greenhouse in the beginning of November. By this time, tapetum cells are almost completely destroyed. In the middle of November in pollen grain cells particular features distinguishing them from control plants (park) are formed. For example, in nucleus of generative cells condensed chromatin aggregations adjacent to nucleus envelope were formed. In some mitochondria crists system is reduced. Mitochondria's matrix is electrontransparent. In December all mitochondria are more or less disrupted. Many of them are characterized by broken envelope. Amyloplasts lack the envelope at significant surface length too. At these sites matrix of plastids and starch have direct contact with cytoplasm. Numerous autophagic vacuoles are formed. They are formed even in nucleus. All enumerated characters are known as the programmed cell death's features. In January protoplast of cells is completely dead.

УДК 581.1 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 9

© О. А. Шерстнёва, Е. Р. Котлова, М. А. Киселева

ФОРМИРОВАНИЕ ГИДРОФОБНОГО КОМПОНЕНТА КЛЕТОЧНЫХ МЕМБРАН *RUPPIA SPIRALIS* (*RUPPIACEAE*) В НОРМЕ И В УСЛОВИЯХ ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА

O. A. SHERSTNEVA, E. R. KOTLOVA, M. A. KISELEVA.

THE DEVELOPMENT OF MEMBRANE HYDROPHOBIC COMPONENT IN *RUPPIA SPIRALIS* (*RUPPIACEAE*) GROWN IN OPTIMAL AND OSMOTIC STRESS CONDITIONS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234 45 12
E-mail: olgasherst@mail.ru
Поступила 07.06.2007
Окончательный вариант получен 28.03.2008

Проведено исследование характеристик пигментного аппарата, состава и содержания хлоропластных и внехлоропластных мембранных липидов в различные фазы развития *Ruppia spiralis* в норме и в условиях природного осмотического стресса, индуцированного высокими концентрациями NaCl. Выявлен ряд адаптивных механизмов на уровне гидрофобных компонентов клеточных мембран, поддерживающих жизнеспособность растения и обеспечивающих его нормальное развитие. Так, изменения пигментного аппарата направлены на более эффективное использование или рассеивание поглощенной световой энергии, а также стабилизацию тилакоидных мембран. Адаптивные перестройки на уровне липидных молекул выражались в изменении абсолютного и относительного содержания отдельных классов глико- и фосфолипидов, в том числе соотношения моно- и дигалактозилдиацилглицеринов, а также фосфатидилхолинов и фосфатидилэтаноламинов. Эти модификации по мере развития растений обеспечивают формирование особого типа осморегуляции морских трав и способствуют адаптации к неблагоприятным условиям окружающей среды, являясь неотъемлемой составляющей в общей устойчивости растений.

Ключевые слова: *Ruppia spiralis*, осмотический стресс, пигменты, неоксантин, виолаксантиновый цикл, гликолипиды, фосфолипиды.

Соленость воды — один из наиболее критических факторов внешней среды, ограничивающий развитие эстуарных сообществ морских трав, а ее экстремальные колебания приводят к существенному снижению биомассы растений и животных. Экологическая группа морских трав включает близкородственные в таксономическом отношении однодольные растения, обитающие преимущественно вдоль берегов умеренных и тропических регионов. В отличие от наземных растений, испытывающих временные воздействия повышенного засоления, весь жизненный цикл морских трав проходит в соленой воде, что и определяет у них наличие ряда уникальных механизмов, обеспечивающих солетолерантность (Jagels, Barnabas, 1989; Muramatsu et al., 2002; Murphy et al., 2003; La Peyre, Rowe, 2003). Так, в течение длительного стрессового воздействия в цитоплазме клеток в больших количествах накапливаются органические вещества, в частности пролин и глицинбетаин, способные поддерживать и/или восстанавливать тургор (Jagels, Barnabas, 1989; Murphy et al., 2003; Shirasawa et al., 2006). Поскольку погруженные макрофиты абсорбируют ионы всей листовой поверхностью, их осморегуляция осуществляется эпидермальными клетками. Адаптивные изменения в эпидермальных клетках зрелых листьев морских трав заключаются в усиленном процессе инвагинирования плазмалеммы и связанной с ней высокой АТФ-азной активностью, обеспечивающей активный транспорт ионов и питательных веществ, что, вероятно, и определяет их повышенную солеустойчивость (Muramatsu et al., 2002). Несмотря на наличие достаточного количества работ, направленных на установление механизмов осморегуляции морских трав, исследований по адаптивным стратегиям, обеспечивающих в условиях повышенной солености нормальное функционирование их фотосинтетического аппарата, практически нет (Garcia et al., 1991). Следует отметить, что для наземных растений показано, что засоление активизирует изменение состава и функциональной активности мембранных структур, прежде всего их пигментного и липидного компонента (Hasegawa et al., 2000; Sudhir, Murthy, 2004).

В связи с этим целью работы было выявление особенностей формирования гидрофобного компонента клеточных мембран и влияние на этот процесс высокой солености воды в ходе онтогенеза *Ruppia spiralis* (*Ruppiaceae*) — единственного представителя высших растений, обитающего в условиях экстремальной солености до 101.0 S‰ в мелководном стоячем озере. Следует подчеркнуть, что виды рода *Ruppia* встречаются в диапазоне соленостей от 0 до 160—390 ‰ (Murphy et al., 2003) и способны выдерживать колебания фактора в пределах 50 ‰ (Brok, 1981).

Материалы и методика

В ходе работы проведено исследование характеристик пигментного аппарата, состава и содержания основных мембранных липидов на разных этапах онтогенеза *Ruppia spiralis*. Листья растений были отобраны в мае (фаза вегетации) и июле (фаза массового цветения) 2005 г. в окрестностях г. Севастополя: а) в литоральной зоне Черного моря (бухта Казачья) на глубине 0.2—0.5 м и б) в соленом озере (в районе мыса Херсонес) на глубине 0.2 м. Эти водоемы существенно различались по режиму солености и ряду физико-химических параметров воды (табл. 1). Сочетание природных факторов биотопа соленого озера можно рассматривать как критическое для высших растений. Тем не менее образцы *R. spiralis* из озера и Черного моря несущественно различались по своим морфометрическим показателям.

Содержание хлорофиллов *a* и *b* определяли спектрофотометрическим методом на «Specord UV VIS» в ацетоновой вытяжке по формулам Лихтенталера (Lichtenthaler, Wellburn, 1984). Каротиноиды разделяли с помощью тонкослойной хроматографии по методу Хагера в модификации Г. А. Корнюшенко в системе растворителей — бензин марки «Нефрас» : ацетон : хлороформ в соотношении 6 : 5 : 4 (Корнюшенко, Сапожников, 1969). Количественные определения каротиноидов проводили спектрофотометрически. Минорные каротиноиды проликопин и пронеуроспорин разделяли на силикагелевых пластинах (Kieselgel 60, Merck, Германия) в системе растворителей — бензин марки «Нефрас» : ацетон : хлороформ в соотношении 5 : 5 : 4. Идентификацию проводили путем сопоставления спектров поглощения каротиноидов в различных растворителях с приводимыми в литературе. Так же рассчитывалось распределение пигментов по главным фотосинтетическим пулам — свето-собирающему комплексу (ССК) и суммарному комплексу фотосистем (ФС(I + II)) (Maslova, Popova, 1993; Маслова и др., 2003). Расчет доли хлоро-

ТАБЛИЦА 1

Величины поверхностной температуры (*t*), солености (S) и значений pH воды в местах сбора образцов *Ruppia spiralis*

Места сбора образцов	t, °C		S, %		pH	
	май	июль	май	июль	май	июль
Черное море	16.2	21.0	19.8	17.8	8.0	8.0
Соленое озеро	20.5	30.7	48.0	101.0	6.1	7.7

филлов в свето-собирающих комплексах (ССК) от их суммы производился с учетом того, что, во-первых, весь хлорофилл *b* находится в ССК и, во-вторых, соотношение хлорофиллов *a*/*b* в ССК равно 1.2 (Lichtenthaler, 1987).

При исследовании липидов использовали общепринятые методы их экстракции (Bligh, Dyer, 1959) и фракционирования (Кейтс, 1975). Индивидуальные компоненты полярных липидов анализировали методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) на пластинах со слоем микрофракционированного силикагеля, закрепленного золем кремневой кислоты. Гликолипиды разделяли одномерной ТСХ в системе растворителей ацетон—толуол—вода (90 : 30 : 8 по объему). Индивидуальные фосфолипиды анализировались с использованием двумерной ТСХ по методу V. Vaskovsky и T. Terekhova (1979) с модификациями в системах растворителей: хлороформ—метанол—толуол—28%-й аммиак (65 : 30 : 10 : 6 по объему) — первое направление и хлороформ—метанол—толуол—ацетон—уксусная кислота—вода (70 : 30 : 10 : 5 : 4 : 1) — второе направление. Липиды идентифицировались с использованием стандартных свидетелей и специфических реагентов на отдельные функциональные группы: α-нафтол в метаноле — для гликолипидов, реактив Васьковского и Латышева — для фосфолипидов, реактив Драгендорфа для холинсодержащих липидов, раствор нингидрина в ацетоне — для липидов, содержащих первичную аминогруппу (Кейтс, 1975). Количество глико-, фосфо- и бетаиновых липидов определяли как описано ранее (Бычек-Гущина и др., 1999).

Данные, полученные после статистической обработки 3 независимых биологических повторностей, представлены в виде средних арифметических и их средних квадратичных отклонений. Достоверность влияния фактора местообитания на содержание пигментов и липидов оценивалась с помощью однофакторного дисперсионного анализа при доверительном уровне значимости $P_1 = 95$ %.

Результаты и обсуждение

Результаты проведенного исследования показали, что на начальных этапах развития *R. spiralis* (фаза вегетации) степень сформированности пигментной составляющей тилакоидных мембран у растений из Черного моря и соленого озера различна. Так, пигментный аппарат черноморских растений был практически сформирован, о чем свидетельствует количественное содержание и хлорофиллов (Хл) и каротиноидов (Кар), а также их распределение по функциональным пулам ССК и ФС (I + II) (табл. 2 и 3). Высокая доля ксантофиллов в расчете на 100 молей Хл в ССК на фоне меньшей по сравнению со зрелыми листьями доли Хл типична для молодых листьев и может рассматриваться как защитный механизм на этапе формирования структурно-функциональных взаимосвязей в хлоропластах (Мамушина и др., 2002; Шерстнёва и др., 2006). Кроме обычных для высших растений каротиноидных пигментов, были обнаружены два Кар в минорных количествах, идентифицировать которые не удалось. Эти пигменты отсутствовали в зрелых листьях.

К фазе цветения содержание Хл и Кар увеличилось неравномерно, что отразилось на соотношении пигментных систем в фотосинтетическом аппарате (табл. 3). В целом пигментные показатели *R. spiralis* в эту фазу развития — соотношение Хл *a*/*b*, доля Хл и ксантофиллов в составе ССК, соотношение $\Sigma_{Хл}/\Sigma_{Кар}$ было типично для группы светолюбивых высших растений (табл. 2). Увеличение содержания лютеина и пула пигментов виолаксантинового цикла (ВЦ) (см. рисунок) можно рассматривать как адаптивную черту пигментной системы, направленную на стабили-

ТАБЛИЦА 2

Распределение пигментов по пулам светособирающего комплекса (ССК) и фотосистемам (ФС(I + II)) у *Ruppia spiralis* в разные фазы развития растения

Пигментный показатель		Черное море (контроль)		Соленое озеро	
		вегетация	цветение	вегетация	цветение
ССК	Хл, % от суммы Хл	34	45	28	37
	Ксантофиллы, моли на 100 молей Хл	69 ± 0.7	39 ± 0.7	62 ± 5.6	90 ± 8.6
	В + З, моли на 100 молей Хл	18 ± 0.5	14 ± 0.5	23 ± 1.8	33 ± 3.0
ФС(I + II)	β-каротин, моли на 100 молей Хл	24 ± 1.5	20 ± 1.5	9 ± 0.3	17 ± 2.3

Примечание. Хл — хлорофиллы, В + З — суммарное содержание виолаксантина и зеаксантина.

зацию и сохранение функциональной активности фотосинтетического аппарата в условиях высокой инсоляции.

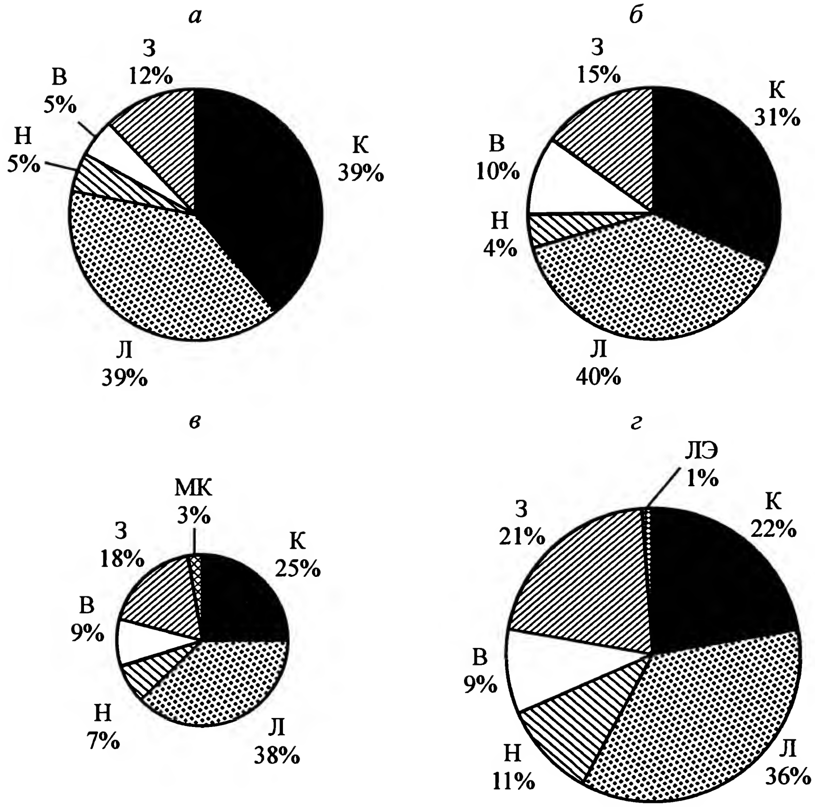
В соленом озере в условиях высокой солености и температуры формирование пигментного аппарата *R. spiralis*, особенно его каротиноидной составляющей, было несколько заторможено в фазу вегетации. Неидентифицированные минорные Кар, содержащиеся в образцах черноморских растений, присутствовали в листьях *R. spiralis* из соленого озера в значительно больших количествах — до 3 % от $\Sigma_{\text{Кар}}$ (см. рисунок) и, согласно данным предварительного структурного анализа, были представлены проликопином и пронеуроспорином. Наличие проликопина и пронеуроспорина, являющихся предшественниками синтеза пластидных Кар и обычно не встречающихся в зрелых листьях высших растений, также свидетельствует о незавершенности каротиногенеза на этой стадии развития растения. Доля каротиноидных пигментов в фотосинтетическом аппарате *R. spiralis* была достаточно низкой по сравнению с черноморскими образцами (табл. 3). Однако несмотря на существенно меньшую концентрацию общих Кар, пигментный аппарат образцов из озера также был обогащен ксантофиллами в составе ССК, и особенно — участниками ВЦ. При этом суммарное содержание виолаксантина и зеаксантина в расчете на 100 молей Хл было почти на 20 % выше, чем в черноморских образцах (табл. 2).

К фазе цветения в пигментном аппарате *R. spiralis* из озера произошли значительные изменения, затронувшие в большей степени его каротиноидный компо-

ТАБЛИЦА 3

Содержание пигментов в листьях *Ruppia spiralis* в разные фазы развития растения

Пигментный показатель	Содержание пигментов, мкг/г сухой массы			
	Черное море		Соленое озеро	
	вегетация	цветение	вегетация	цветение
Сумма хлорофиллов	3117 ± 270	4938 ± 233	1303 ± 110	4453 ± 10
Соотношение Хл	5.6	3.6	6.9	6.8
Сумма каротиноидов	760 ± 10	1030 ± 10	193 ± 5	1505 ± 5
Сумма хлорофиллов : сумма каротиноидов	4.1	4.8	4.2	3.0



Соотношение индивидуальных каротиноидов (% от суммарного содержания) в листьях *Ruppia spiralis* в разные фазы развития растения.

Места сбора образцов: *а* — Черное море, фаза вегетации; *б* — Черное море, фаза цветения; *в* — соленое озеро, фаза вегетации; *г* — соленое озеро, фаза цветения. Пигменты: К — β-каротин, Л — лютеин, Н — неоксантин, В — виолаксантин, З — зеаксантин, МК — минорные каротиноиды, ЛЭ — лютеин-5,6-эпоксид. Размер круговой диаграммы условно соответствует суммарному содержанию каротиноидов.

нент. Нарастание количества Хл и Кар происходило очень неравномерно, что привело к существенному увеличению доли последних в фотосинтетическом аппарате (табл. 3). Накопление Кар при неблагоприятных воздействиях и их превалирующая роль в адаптации растительного организма к меняющимся условиям среды к настоящему времени известны (Maslova, Popova, 1993). Однако у *R. spiralis* наблюдается различное увеличение количества индивидуальных пигментов (см. рисунок). Основными продуктами каротиногенеза в условиях повышенной солености были зеаксантин и эпоксиксантофиллы — виолаксантин и особенно неоксантин (его содержание по мере роста растений увеличилось в 11 раз и более чем в 4 раза превышало таковое в черноморских образцах).

Известно, что одним из основных критических последствий воздействия высокого засоления на растительные клетки является их обезвоживание, приводящее к возникновению осмотического стресса, что еще в большей мере усиливается в сочетании с высокой инсоляцией. В подобных условиях преобладающую роль в адаптивной стратегии высших водных растений играет абсцизовая кислота (АБК), вовлеченная в регуляцию многих физиологических процессов. В погруженных побегах водных растений этот гормон начинает накапливаться в условиях осмотического стресса, вызывая ряд структурно-функциональных перестроек, способствующих оптимизации процесса фотосинтеза (Goliber, Feldman, 1989; Lin et al., 2005). Ранее было показано, что увеличение уровня АБК коррелирует с уменьшением содержания специфических эпоксиксантофиллов — предшественников синтеза гормона (Parry et al., 1992). Также известно, что индукция каротиногенеза сопряжена с накоплением в клетке мРНК гена, кодирующего фермент АВА2 — ключевой в синтезе АБК (Iuchi et al., 2000). Обезвоживание вызывает усиление экспрессии генов, кодирующих зеаксантинэпоксидазу и ферментов, вовлеченных в окислительный разрыв эпоксикаротиноидов с образованием ксантоксина. Поэтому усиление каротиногенеза и накопление эпоксиксантофиллов и особенно неоксантина — основного структурного предшественника синтеза АБК — является вполне закономерным.

В зрелых листьях *R. spiralis* (фаза цветения) в условиях высокой инсоляции озера присутствовало небольшое количество еще одного эпоксиксантофилла — лютеин-5,6-эпоксида, довольно редко встречающегося в листьях высших растений (см. рисунок). Подобно виолаксантину, лютеин-5,6-эпоксид способен претерпевать светозависимые взаимопревращения с лютеином, образуя лютеин-эпоксидный цикл. Показано, что этот цикл идет параллельно с ВЦ и, по всей вероятности, играет роль своеобразного шунтового механизма, направленного на стабилизацию работы фотосинтетического аппарата в условиях избыточного освещения (Bungard et al., 1999; Matsubara et al., 2005).

Воздействие повышенной солености отразилось и на распределении пигментных компонентов по основным функциональным пулам — ССК и ФС (I + II) (табл. 2). Доля Хл, участвующего в светосборе в процессе фотосинтеза, была приблизительно равной у образцов из моря и озера. Считается, что этот показатель является функционально зависимой величиной, связанной с условиями обитания, в частности световыми. Суммарное соотношение ксантофиллов на 100 молей Хл в ССК *R. spiralis* из моря, несмотря на рост в условиях избыточной инсоляции, было вполне обычным для светолюбивых растений. Тогда как в образцах из соленого озера это соотношение было очень велико — до 90 молей ксантофиллов на 100 молей Хл. Такие величины ранее встречались только у растений, обитающих на Восточном Памире в очень жестких световых и температурных условиях (Maslova, Popova, 1993). При высоких интенсивностях света, особенно при сочетании нескольких стрессовых факторов, возрастает опасность фотоингибирования фотосинтеза, и тогда особое значение имеют величина общего пула ксантофиллов ВЦ и количество зеаксантина, образовавшегося из виолаксантина. Эти показатели были существенно выше у *R. spiralis*, произрастающей в условиях гиперсоленого водоема. Так, виолаксантин и зеаксантин — участники ВЦ — составляли около 40 % от суммарного содержания ксантофиллов в ССК. Доля зеаксантина от пула пигментов ВЦ была 60 и 70 % для образцов из моря и озера соответственно. Этот каротиноид обладает уникальной способностью дезактивировать триплетный хлорофилл и рассеивать в тепло избыток поглощенной световой энергии, неиспользованной в фотосинтезе, что является одним из основных адаптивных механизмов фотосинтетического аппарата в неблагоприятных условиях.

Помимо вышеперечисленного такие ксантофиллы, как лютеин и зеаксантин, содержащие в составе колец гидроксильные группы, существенно стабилизируют структуру ССК и липидную фазу тилакоидных мембран. В частности, их взаимодействие с гликолипидами, этерифицированными полиненасыщенными жирными кислотами, приводит к снижению текучести мембран, а также увеличению термостабильности и антиокислительного потенциала всей гидрофобной фазы.

Основными компонентами наружной и внутренних мембран хлоропластов являются гликолипиды. В тканях водорослей и высших растений в основном присутствуют моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ), дигалактозилдиацилглицерин (ДГДГ), сульфохиновозилдиацилглицерин (СХДГ) и фосфатидилглицерин (ФГ). Соотношение этих липидов у различных видов высших растений отличается незначительно. В среднем, их содержание соотносится следующим образом: МГДГ — 50 %, ДГДГ — 35, СХДГ — 5, ФГ — 10 % (Siegenthaler, 1998). Однако в фазу вегетации и в черноморских растениях и в образцах из соленого озера доминирующим компонентом был ДГДГ (табл. 4). Его относительное содержание составило около 60 %. К фазе цветения в черноморских образцах количество МГДГ возросло в 1.4, а ДГДГ уменьшилось в 1.7 раза, тогда как содержание СХДГ и ФГ, а также суммарное содержание гликолипидов осталось без изменений (табл. 4). Перераспределение между фракциями МГДГ и ДГДГ привело к значительному увеличению соотношения МГДГ/ДГДГ с 0.5 (в фазу вегетации) до 1.1. Увеличение этого индекса к фазе цветения произошло и в растениях из соленого озера, однако оно сопровождалось существенным увеличением содержания как МГДГ (более чем в 5 раз), так и ДГДГ (более чем в 2 раза). Содержание СХДГ и ФГ в отличие от черноморских образцов также значительно увеличилось, что привело к возрастанию суммарного содержания липидной фракции, локализованной в хлоропластах (табл. 4).

Известно, что по сравнению с тилакоидами стромы тилакоиды гран, причем в наибольшей степени их состыкованные участки, обогащенные комплексами фотосистемы II, имеют более высокое значение индекса МГДГ/ДГДГ (Regnault et al., 1995; Siegenthaler, Trèmoliéres, 1998). Можно предположить, что повышение индекса МГДГ/ДГДГ обусловлено увеличением доли состыкованных гранальных тилакоидов и соответственно относительным уменьшением доли тилакоидов стромы. В качестве одного из доводов в пользу данного предположения можно рассматривать и увеличение в образцах из соленого озера относительного содержания ФГ — фосфолипида, локализованного преимущественно в тилакоидах гран и отвечающего за стабилизацию олигомерной структуры хлорофилл-белкового комп-

ТАБЛИЦА 4

Состав и содержание основных мембранных глицеролипидов в листьях *Ruppia spiralis* в разные фазы развития растения

Индивидуальный класс липидов		Содержание липидов, мкг/г сухой массы			
		Черное море (контроль)		Соленое озеро	
		вегетация	цветение	вегетация	цветение
Хлоропластные	МГДГ	3908 ± 523	5298 ± 24	2115 ± 280	11121 ± 747
	ДГДГ	8060 ± 660	4829 ± 310	4848 ± 502	11136 ± 676
	СХДГ	344 ± 16	296 ± 24	395 ± 36	789 ± 60
	ФГ	641 ± 2	713 ± 66	638 ± 34	1768 ± 11
Внехлоропластные	ФХ	1528 ± 193	856 ± 137	2541 ± 198	4081 ± 270
	ФЭ	1053 ± 70	1238 ± 262	1338 ± 104	2804 ± 157
	ФИ	177 ± 6	249 ± 9	531 ± 12	872 ± 111

Примечание. МГДГ — моногалактозилдиацилглицерины, ДГДГ — дигалактозилдиацилглицерины, СХДГ — сульфохиновозилдиацилглицерины, ФГ — фосфатидилглицерины, ФХ — фосфатидилхолины, ФЭ — фосфатидилэтаноламины, ФИ — фосфатидилинозиты.

лекса ФСII. По мере развития растений из соленого озера накопление липидов, связанных с поддержанием определенной структуры и функциональной активности фотосистем, происходило параллельно с увеличением количества β-каротина, локализованного большей частью в их реакционных центрах. В фазу вегетации и абсолютное, и относительное количество β-каротина было очень низким для этого вида высших растений (табл. 2, см. рисунок). Данный факт в сочетании с пониженным содержанием липидных компонентов мембран позволяет предположить, что формирование структурно-функциональных взаимодействий в ФС на этом этапе развития растений еще не завершено.

Важным моментом в адаптивной стратегии мембранных структур является также количественное накопление МГДГ в условиях повышающейся солености, температуры и инсоляции. Количественное накопление этого липида предполагает увеличение доли гексагональных структур в липидном матриксе тилакоидных мембран, что может способствовать стабилизации мембранных белков в условиях стресса (Somerville, Browse, 1991). Кроме того, МГДГ играет очень важную роль в обеспечении нормальной работы ВЦ: способствует организации виолаксантина в особые «мицеллы», что делает ксантофилл доступным для фермента дезэпоксидазы. Это косвенно подтверждают данные по распределению пигментов ВЦ в составе ССК, а также активизация работы ВЦ (увеличение общего пула и способности виолаксантина дезэпоксидироваться в зеаксантин) по мере развития растений из соленого озера.

В противоположность липидной фракции, преимущественно локализованной в хлоропластах, общее содержание липидов, входящих в состав внехлоропластных структур, в образцах из соленого озера уже в фазу вегетации оказалось почти в 2 раза выше по сравнению с черноморскими образцами (табл. 4). Однако относительное содержание фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭ) и фосфатидилинозита (ФИ) было примерно одинаковым у растений из обоих водоемов. Везде преобладающим компонентом являлся ФХ. Однако к фазе цветения разница между образцами из моря и озера становится очевидной. Так, в черноморских образцах несколько снижается общее содержание липидов и происходит существенное перераспределение между индивидуальными компонентами. Относительное соотношение ФХ и ФЭ в разные фазы развития растений оказалось прямо противоположным. Если в фазу вегетации соотношение этих соединений составляло 55 и 38 %, то во время цветения — 37 и 53 % соответственно. Что же касается растений из соленого озера, то количество внехлоропластных липидов в них существенно увеличилось и стало более чем в 3 раза превышать показатели черноморских образцов (табл. 4). Относительное же содержание индивидуальных липидов осталось практически неизменным: по-прежнему основным компонентом являлась фракция ФХ. Концентрация этого липида оказалась почти в 5 раз выше, чем в образцах из Черного моря. Значительное изменение претерпела и фракция ФИ. По сравнению с черноморскими образцами концентрация этого липида была выше в 3.5 раза. Такие неравномерные изменения липидных компонентов внехлоропластных мембран в различных условиях солености связаны, очевидно, с выполняемыми ими функциями.

Повышенное содержание в молодых листьях ФХ, так же как и ДГДГ, снижающееся по мере роста у черноморских образцов и возрастающее в озерных, скорее всего, связано со склонностью этих липидов к образованию ламеллярной фазы (Thompson, 1996). Это приводит к структурной стабилизации мембранных компонентов на фоне становления функциональной активности фотосинтетического аппарата или в неблагоприятных условиях обитания.

Вообще, увеличение относительного содержания ФХ в условиях избытка NaCl происходит значительно более интенсивно, чем накопление остальных мембранных глицеролипидов. Реакция усиления синтеза ФХ в ответ на увеличение внутриклеточного осмотического давления хорошо известна. Ее адаптивное значение связывают со способностью ФХ служить источником свободного холина, двухступенчатое окисление которого приводит к образованию глицинбетаина, одного из наиболее эффективных осмопротекторов.

Изначально большее и увеличивающееся по мере роста и возрастания солености содержание внехлоропластных липидов в образцах *R. spiralis* из соленого озера, по-видимому, связано с особыми механизмами осморегуляции, присущими морским высшим растениям. Так, адаптивные (или ростовые) изменения в эпидермальных клетках зрелых листьев морских трав заключаются в усиленном процессе инвагинирования плазмалеммы и связанной с ней высокой АТФ-азной активностью, обеспечивающей активный транспорт ионов и питательных веществ, что, вероятно, и определяет их повышенную солеустойчивость (Jagels and Barnabas, 1989; Muramatsu et al., 2002; Murphy et al., 2003).

Таким образом, в фазу вегетации состояние мембранных компонентов как черноморских образцов, так и у растений *R. spiralis* из соленого озера направлено на стабилизацию и защиту формирующихся функциональных комплексов ССК и ФС (I + II). Влияние повышенной солености воды на начальном этапе развития растений выражалось в некотором торможении становления структурных и функциональных показателей как пигментной, так и липидной составляющей хлоропластных мембран. Изначально большее и увеличивающееся по мере роста и возрастания солености содержание внехлоропластных липидов у *R. spiralis* из соленого озера, вероятно, связано с особыми механизмами осморегуляции, присущими морским высшим растениям. К фазе цветения в хлоропластных мембранах происходит существенная перестройка, направленная на увеличение функциональной активности фотосинтетического аппарата, и в случае с образцами из соленого озера — также и на формирование его защитных механизмов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-49618-а, 05-04-48385-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бычек-Гущина И. А., Котлова Е. Р., Хейпиепер Х. Влияние сернистого ангидрида на липидный и жирнокислотный состав лишайников // Биохимия. 1999. Т. 64. Вып. 1. С. 76—82.

Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. М., 1975. 322 с.

Корнюшенко Г. А., Сапожников Д. И. Тонкослойная хроматография каротиноидов зеленого листа // Труды ВИР. Л., 1969. Т. 40. С. 181—192.

Мамушина Н. С., Вознесенская Е. В., Зубкова Е. К и др. Структурно-функциональные изменения клеток мезофилла в процессе роста листа у двух видов ранневесенних эфемероидов // Физиол. раст. 2002. Т. 49. № 2. С. 194—202.

Маслова Т. Г., Мамушина Н. С., Зубкова Е. К., Войцеховская О. В. Особенности пигментного аппарата пластид и фотосинтеза в листьях эфемероидов и летневегетирующих растений в связи с проблемой фотоингибирования // Физиол. раст. 2003. Т. 50. № 1. С. 59—64.

Шерстнёва О. А., Маслова Т. Г., Мамушина Н. С. и др. Фотосинтетический аппарат и светозависимые превращения ксантофиллов в листьях эфемероидов на разных этапах онтогенеза растений // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 72—79.

Bligh E. G., Dyer W. J. A rapid method of total extraction and purification // Canad. J. Biochem. Physiol. 1959. Vol. 37. N 8. P. 911—915.

Brok M. A. Accumulation of proline in a submerged aquatic halophyte, *Ruppia* L. // Oecologia. 1981. Vol. 51. P. 217—219.

Bungard R., Ruban A. V., Hibberd J. M. et al. Unusual carotenoid composition and a new type of xanthophylls cycle in plants // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. Vol. 96. P. 1135—1139.

Garcia C. M., Perez-Llorens J. L., Niell F. X., Lucena J. Pigment estimations and photosynthesis of *Ruppia drepanensis* Tin. ex Guss. in a hypersaline environment // Hydrobiologia. 1991. Vol. 220. P. 147—153.

Goliber T. E., Feldman L. J. Osmotic stress, endogenous abscisic acid and the control of leaf morphology in *Hippuris vulgaris* L. // Plant Cell Environ. 1989. Vol. 12. P. 163—171.

Hasegawa P., Bressan R. A., Zhu J. K. Plant cellular and molecular response to high salinity // Ann. Rev. Plant Mol. Biol. 2000. Vol. 51. P. 463—499.

Iuchi S., Kobayashi M., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. A stress-inducible gene for 9-cis-epoxy-carotenoid dioxygenase involved in abscisic acid biosynthesis under water stress in drought-tolerant cowpea // Plant Physiol. 2000. Vol. 123. P. 553—562.

Jagels R., Barnabas A. Variation in leaf ultrastructure of *Ruppia maritima* L. along a salinity gradient // Aquatic Botany. 1989. Vol. 33. P. 207—221.

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // Bioch. Soc. Trans. 1984. Vol. 11. P. 591.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids — pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. New York, 1987. Vol. 148. P. 350—382.

Lin B.-L., Wang H.-J., Wang J.-S. et al. Abscisic acid regulation of heterophylly in *Marsilea quadrifolia* L. effects of R-(–) and S-(+) isomers // J. Exper. Bot. 2005. Vol. 56. P. 2935—2948.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195—203.

Matsubara S., Naumann M., Martin R. et al. Slowly reversible de-epoxidation of lutein-epoxide in deep shade leaves of a tropical tree legume may 'lock-in' lutein-based photoprotection during acclimation to strong light // J. Exper. Bot. 2005. Vol. 56. P. 461—468.

Muramatsu Y., Harada A., Ohwaki Y. et al. Salt-tolerant ATPase activity in the plasma membrane of the marine angiosperm *Zostera marina* L. // Plant Cell Physiol. 2002. Vol. 43. N 10. P. 1137—1145.

Murphy L. R., Kinsey S. T., Durako M. J. Physiological effects of short-term salinity changes on *Ruppia maritima* // Aquatic Botany. 2003. Vol. 75. P. 293—309.

Parry A. D., Horgan R. Abscisic acid biosynthesis in roots. I. The identification of potential abscisic acid precursors, and other carotenoids // Planta. 1992. Vol. 187. P. 185—191.

La Peyre M. K., Rowe S. Effects of salinity changes on growth of *Ruppia maritima* L. // Aquatic Botany. 2003. Vol. 77. P. 235—241.

Regnault A., Chervin D., Chammal A. et al. Lipid composition of *Euglena gracilis* in relation to carbon-nitrogen balance // Phytochemistry. 1995. Vol. 40. N 3. P. 725—733.

Shirasawa K., Takabe T., Takabe T. et al. Accumulation of glycinebetaine in rice plants that overexpress choline monooxygenase from spinach and evaluation of their tolerance to abiotic stress // Ann. Bot. (Lond.). 2006. Vol. 98. N 3. P. 565—571.

Siegenthaler P. A. Molecular organization of acyl lipids in photosynthetic membranes of higher plants // Lipids in photosynthesis: structure, function, genetics. Siegenthaler P.-A., Murata N. (eds). The Netherlands, 1998. P. 145—173.

Siegenthaler P. A., Trèmoliéres A. Role of acyl lipids in the function of photosynthetic membranes in higher plants // Lipids in photosynthetisis: structure, function and genetics. Siegenthaler P. A., Murata N. (eds). The Netherlands, 1998. P. 145—173.

Somerville C., Browse J. Plant lipids: metabolism, mutants and membranes // Science. 1991. Vol. 252. P. 80—87.

Sudhir P., Murthy S. D. S. Effects of salt stress on basic processes of photosynthetisis // Photosynthetica. 2004. Vol. 42. P. 481—486.

Thompson G. A. Lipids and membrane function in green algae // Biochim. Biophys. Acta. 1996. Vol. 1302. N 1. P. 17—45.

Vaskovsky V. E., Terekhova T. A. HPTLC of phospholipid mixtures containing phosphatidylglycerol // J. High Resol. Chromatogr. Chromatogr. Communicat. 1979. Vol. 2. N 11. P. 671—672.

SUMMARY

The modifications of pigment apparatus as well as chloroplastic and extrachloroplastic membrane lipid composition during ontogenesis of *Ruppia spiralis* L. (*Ruppiaceae*) grown in optimal and osmotic stress conditions induced by high concentration of NaCl were investigated. The adaptive mechanisms on a level of hydrophobic component of the cellular membranes to support viability of plant and provide its development were revealed. Particularly it was shown that modifications of pigment apparatus were connected with more effective utilization or dissipation of the absorbed light energy as well stabilization of the thylacoid membranes. Adaptive remodeling on a level of lipid molecules was expressed in the changes in major lipid class proportion, predominantly mono- and digalactosyldiacylglycerols as well as phosphatidylcholines and phosphatidylethanolamines. These modifications being the integral part of general stability of plants provide a special type of osmoregulation which allow sea grasses to survive under adverse conditions of the environment.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.272.46

© Л. П. Перестенко

НОВЫЙ ВИД *RHODYMENIA* (*RHODYMENIACEAE*, *RHODOPHYTA*) ИЗ ЯПОНСКОГО И ОХОТСКОГО МОРЕЙ

L. P. PERESTENKO. A NEW SPECIES OF *RHODYMENIA* (*RHODYMENIACEAE*, *RHODOPHYTA*) IN THE JAPAN AND OKHOTSK SEAS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 01.02.2008

Описывается новый вид *Rhodymenia abyssicola* Perestenko sp. nov. Вид растет на глубине 22—44 м в Японском море в Татарском проливе и в Охотском море у восточного побережья Тонино-Анивского п-ова о-ва Сахалин.

Ключевые слова: новые виды, *Rhodymenia*, *Rhodophyta*, Японское море, Охотское море.

В Японском море в Татарском проливе и в Охотском море у восточного побережья Тонино-Анивского п-ова о-ва Сахалин (пос. Охотское в заливе Мордвинова, мыс Менапуцы) на глубине 22—44 м в разное время собраны немногочисленные экземпляры красной водоросли. Все, кроме одного, были стерильными. Те, что собраны Н. Ф. Михайловой в Курило-Сахалинской экспедиции в Татарском проливе летом 1949 г., были определены А. Д. Зиновой как *Epymenia membranacea* Harv. Образцы из залива Мордвинова определены Ю. Е. Петровым как *Epymenia obtusa* (Grev.) Kütz.

Единственный образец с цистокарпами был обнаружен сотрудником ВНИРО С. И. Моисеевым в октябре 1998 г. у мыса Менапуцы. Цистокарпы в этом образце округлые, с узким отверстием, без рострума, рассеяны по слоевищу в верхней его части. Клетка слияния состоит из 3 горизонтально вытянутых частей, различающихся оттенками окраски: по-видимому, из несущей, материнской ауксилярной и ауксилярной клеток. Из них нижние две соединены с проксимальными клетками окружающих питающих нитей. Небольшая вертикально вытянутая боковая часть клетки слияния, похоже, представляет собой слившиеся клетки карпогонной ветви. Клетки гонимобласта крупные, неправильной формы. Значительная часть клеток гонимобласта превращается в карпоспорангии. Перикарп образуется в результате деления клеток наружной сердцевины и коры с образованием разветвленных, более или менее рыхло расположенных нитей, слагающих 2 слоя: внутренний слой из периклинально вытянутых и наружный из антиклинально вытянутых клеток. В переходной между слоями зоне клетки укорачиваются, расширяются и приобретают округло-полигональную форму. При образовании свода перикарпа и полости цистокарпа нити в своей базальной части, не имеющей периклинально вытянутых клеток, рвутся; сохраняются лишь их обрывки, преимущественно в основании перикарпа (табл. II, *1—4*).

Слоевище исследуемого вида, согласно изученным образцам, плоское, разветвленное, вертикально растущее, на коротком стволике, прикрепляется подошвой. Строение псевдопаренхимное, сердцевина из крупных продольно вытянутых клеток. Ризоидные нити не развиваются. Нити коры из 1—3 мелких клеток (табл. I, *1*; II, *4*).

Анатомо-морфологические признаки и строение цистокарпа позволяют отнести этот вид к сем. *Rhodymeniaceae* из пор. *Rhodymeniales*. Отметим характерные черты вида: вертикально растущее плоское разветвленное слоевище, псевдопаренхимное строение, крупноклеточную плотную сердцевину без ризоидных нитей или мелких клеток и цистокарп без клеточной сетевидной структуры в его полости (tela arachnoidea).

В современном понимании пор. *Rhodymeniales* включает 4 семейства: *Rhodymeniaceae* Harv., *Champiaceae* Kütz., *Lomentariaceae* J. Ag. и *Faucheaceae* Starchan, Saunders et Kraft (Saunders et al., 1999). Различия между ними определяются, прежде всего, положением и характером деления тетраспорангиев, количеством клеток в карпогонной ветви (Saunders et al., 1999).

В сем. *Rhodymeniaceae* тетраспорангии интеркалярные (редко терминальные), крестообразно разделенные. Карпогонная ветвь четырехклеточная (редко двух-, трехклеточная). Гонимобласт состоит из компактных лопастных гонимолобов. Большинство клеток гонимобласта превращается в карпоспорангии. Клетка слияния столбчатая, тонкая, внешний контур составляющих клеток, как правило, отчетливый (Saunders et al., 1999). Ее образуют, сливаясь, материнская ауксилярная и ауксилярная клетки. Дополнительно в нее могут включаться несущая, питающие клетки и клетки карпогонной ветви. Число клеток, составляющих клетку слияния, варьирует: это зависит от стадии развития гонимобласта (Sparling, 1957).

Слоевище у представителей семейства большей частью плоское, простое, рассеченное или разветвленное пальчато, перисто или дихотомически. У некоторых родов слоевище цилиндрическое или слегка уплощенное, иногда с полостью или пузыревидное. Сердцевина, как правило, состоит из нескольких слоев крупных изодиаметрических или удлиненных клеток. К поверхности клетки уменьшаются, образуя подкоровой слой, который сменяется коровыми мелкими клетками. Число клеточных слоев в сердцевине и коре варьирует (Sparling, 1957).

Ко времени описания сем. *Faucheaceae* (Saunders et al., 1999) в составе сем. *Rhodymeniaceae* было 36 родов. Часть родов, характеризующихся наличием клеточной сетевидной структуры в полости цистокарпа, включая роды с крупноклеточной сердцевиной без ризоидных нитей и с нитями, были первоначально выделены в группу Fauchea (Kylin, 1931, 1956), затем — в сем. *Faucheaceae*. Это роды с плотным строением слоевища: *Fauchea* Montagne, *Faucheopsis* Kylin, *Gloiocladia* J. Agardh, *Gloioderma* J. Agardh, *Leptofauchea* Kylin, *Sciadophycus* Dawson, а также с трубчатым или мешковидным слоевищем *Webervanbossea* De Toni и паразитическая водоросль *Fauchecolax* Setchell. Семейство было дополнено родами без tela arachnoidea: *Halychrysis* (J. Agardh) Schmitz, дорсивентрального строения, монотипическим родом *Cenacrum* R. W. Ricker et Kraft, в сердцевине которого полости выстланы ризоидными нитями и есть секреторные клетки, и паразитическим родом *Gloiocolax* Sparling. В семействе incertae sedis роды *Agardhinula* De Toni, *Erythrymenia* Schmitz, *Hymenocladia* J. Agardh, характеризующиеся плотным строением, крупноклеточной сердцевиной с ризоидными нитями (*Agardhinula*) или мелкими клетками (*Erythrymenia*, *Hymenocladia*), *Fryeella* Kylin — с полостью, секреторными клетками и диафрагмами, разделяющими полость, а также недавно описанные: *Hymenocladiopsis* R. L. Moe, в сердцевине которого есть полости с мелкоклеточными нитями и секреторные клетки, и монотипический корковидный род *Minium* R. L. Moe (Saunders et al., 1999).

Следует отметить, что род *Gloioderma* был объединен с родом *Gloiocladia* как синоним последнего (Norris, 1991), *Drouetia* De Toni, и *Weberella* Schmitz рассматриваются как синонимы *Halihrysis* (Huisman, Millar, 1996), а также показано, что *Webervanbossea* не имеет tela arachnoidea (Huisman, 1995).

В сем. *Rhodymeniaceae* цистокарпы, как и у нашего вида, без tela arachnoidea. В состав семейства входят роды *Chrysymenia* J. Ag. (включая *Cryptarachne*), *Coelethrix* Börgesen (слоевище вертикально растущее, полое, вальковатое, с железистыми клетками, без диафрагм в полости), *Coelarthrum* Börgesen, *Erythrocolon* J. Agardh (слоевище полое, с железистыми клетками и диафрагмами), *Botryocladia* Kylin (включая *Myrioglossa*), *Gloiosaccion* (слоевище в виде вальковатых разветвленных побегов с пузыревидными ответвлениями), *Cordylecladia* с вальковатым слоевищем, *Microphyllum* Weber van Bosse с мелким слоевищем 1—1.5 см дл., *Rhodymeniocolax* Setchell (паразитическая водоросль). Роды *Asteromenia* Huisman et Millar и *Maripelta* Dawson характеризуются щитковидным слоевищем дорсивентрального строения (Kylin, 1956; Huisman, Millar, 1996; Saunders et al., 2006).

У изученных представителей родов дорсивентрального строения из семейств *Rhodymeniaceae* и *Faucheaceae* цистокарпы не имеют tela arachnoidea, однако сохраняются остаточные клеточные нити перикарпа, которые удлиняются и рвутся по мере того, как формируются перикарп и полость цистокарпа, или адвентивные нити, растущие от перикарпа к гонимобласту (Huisman, Millar, 1996; Saunders et al., 2006; Dalen, Saunders, 2007).

И наконец, в группе Rhodymenia (Kylin, 1956) слоевище крупное, вертикально растущее, без полости, с цистокарпами, развивающимися на слоевище рыхлой (*Leptosomia*) и плотной консистенции (*Rhodymenia*, *Dendrymenia*), или с цистокарпами на пролификациях (*Epymenia*). Как было установлено (Sparling, 1957; Womersley, 1996), развитие органов размножения на пластине или на пролификациях не является родовым признаком, и поэтому род *Epymenia* Kützing был введен в синоним *Rhodymenia* Greville (Womersley, 1996), что подтверждено молекулярными исследованиями (Saunders et al., 1999). Еще ранее род *Dendrymenia* Skottsberg стал рассматриваться в составе *Rhodymenia* как секция *Dendrymeniae* подрода *Dendrymenia* (Dawson, 1941).

К настоящему времени семейство пополнилось новыми родами. В числе их *Cephalocystis* A. J. K. Millar et G. W. Saunders, I. M. Starhan et Kraft, 1996, а также incertae sedis *Chamaebotrys* Huisman. Слоевище *Cephalocystis* вальковатое, слегка сдавленное, разветвленное. Видам *Chamaebotrys* свойственны восходящее слоевище, анастомозы между его частями, ветви сферические до овальных, секреторные клетки в сердцевине.

Располагая из названных для семейства признаков помимо морфолого-анатомического строения лишь признаками строения цистокарпа и расположения цистокарпов на поверхности слоевища, на основании вышеизложенного мы сочли возможным определить родовую принадлежность исследуемого вида и отнести его к роду *Rhodymenia*.

Род был описан Greville в 1830 г. Типовой вид — *R. palmetta* (Stackhouse) Greville (в настоящее время принято новое название типового вида — *R. pseudopalmata* (Lamouroux) Silva). Род широко распространен в тропических и теплоумеренных водах Мирового океана и включает около 50 видов. Согласно системе зон, подзон и интерзон, разработанной автором (Перестенко, 1982), в Тихом океане по числу видов он преимущественно распространен в бореально-тропической интерзоне. В дальневосточных морях в пределах России обнаружены 2 вида: *Rhodymenia* (*Epymenia*) *obtusa* (Greville) Womersley и исследуемый вид.

В результате слияния родов *Epymenia* и *Rhodymenia Epymenia obtusa* была введена H. B. S. Womersley в состав *Rhodymenia* (Womersley, 1996), другими авторами — в синонимы *Epymenia wilsonis* Sonder (Saunders, Kraft, 1996).

Два образца, определенные как *E. obtusa* (Е. Зинова, 1954; А. Зинова, 1959; Перестенко, 1994), были собраны К. Старицким 8 июня 1870 г. на 46°30′ с. ш., 143°20′ в. д. в заливе Анива у западного побережья Тонино-Анивского п-ова о-ва Сахалин. С тех пор этот вид не встречался. На поверхности одного из них располагаются группы округлых пролификаций, преимущественно вдоль средней линии (табл. I, *2*).

Образцы из Татарского пролива Японского моря и с Сахалина, определенные как *Epymenia obtusa* и *E. membranacea*, не имеют пролификаций, и цистокарпы на одном из них развиваются на поверхности слоевища. По этим признакам они не могут быть отнесены ни к одному из видов прежнего рода *Epymenia*, включая *E. obtusa*, синонимом которого, согласно Womersley, является *E. membranacea* (Womersley, 1996). По разным признакам исследуемый вид также отличается от других известных родов *Rhodymenia*, и поэтому описывается ниже как новый для науки.

Rhodymenia abyssicola Perestenko sp. nov.

(Tab. I, *1*; II, *1—4*)

Frons erecta, 15—35 cm longa, brevistipitata, disco basali affixa. Frons proxime usque ad 1—3 cm super discum emmitentibus. Ramificatio dichotome, irregularis dichotome et approximato-palmatim. Ramis cuneiformibus 2.5—2.8 cm latis plus minusve 140 μm crasis, apicibus rotundis liguliformibus integris vel minute lobulatis. Medulla 2—4 stratosa, cellulae 88—180 μm longae, 32—48 μm latae. Cortex 1—3-stratosus, parvicellularis, cellulis 5—9 μm in diam. Cystocarpia hemispherici, non-rostrati, 11.5 mm latae, 1 mm altae, super superficie, laminarum superbe dispersa. Tela arachnoidea nulla. Tetrasporangia nondum visis.

Holotypus: Mare Ochotense, ins. Sachalin, promontorium Menaputzi, 42—44 m alt., 20 X 1998, S. I. Moisejev legit. In Instituti Botanico nom. Komarovii Acad. Sci. Rossiae (LE) conservatur.

Слоевище плоское, пленчатое, разветвленное, фиолетово-карминовое до шоколадно-бурого в нижней половине, 15—35 см дл., 140—360 мкм толщ., на коротком стволике, многолетнее, прикрепляется широкой, округлой, низкой подошвой. На верхнем конце короткого стволика после разрушения слоевища предыдущей вегетации отходят пучком, поочередно, вильчато или сближенно супротивно до 5—10 дихотомически, неправильно и сближенно дихотомически разветвленных и неразветвленных пластин, клиновидных в основании. Ветви слегка расширяющиеся кверху, 25—28 мм шир. Конечные веточки 10—25 мм шир., с широкими язычковидными верхушками. На продольном срезе сердцевина 2—5-слойная из длинных крупных неправильной формы клеток 90—220 мкм дл., 32—120 мкм шир. Подкоровые клетки 12—20 × 20—40 мкм. Кора из 1—3-клеточных нитей. Клетки коры округлые и уплощенные, 5—9 мкм в поперечнике, до 7.5—10 мкм с поверхности. Клетки сердцевины и подкоровые клетки соединены между собой периклинально. Цистокарпы 1.5 мм шир., 1 мм выс., округлые, с узким отверстием. Клетка слияния 80 мкм в поперечнике, окружена питающей тканью, состоящей из правильных рядов мелких клеток до 5 × 10—15 мкм в нижней части клеточных рядов. Первичный гонимобласт 132 мкм выс., 66 мкм шир. Клетки гонимобласта крупные, неправильной формы. Перикарп 320 мкм толщ., образуется в результате деления клеток наружной сердцевины и коры с образованием разветвленных, более или менее рыхло расположенных нитей, слагающих 2 слоя: внутренний из периклинально вытянутых клеток и наружный из антиклинально вытянутых клеток. В переходной между слоями зоне клетки укорачиваются, расширяются и приобретают округло-полигональную форму. Клетки наружной части перикарпа до 12—23 мкм выс., 8 мкм шир., уменьшаются к поверхности. В нижней части цистокарпа клетки перикарпа крупные, до 38 мкм в поперечнике.

Тип: Россия, Охотское море, о-в Сахалин, Тонино-Анивский п-ов, мыс Менапуцы, 42—44 м глубины, 20 X 1998 г. Собр. С. И. Моисеев. Хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Изученные образцы. Японское море: 1949 г., Татарский пролив, материковое побережье, станция 31, бимтрал, 50°01.6′ с. ш., 140°34.9′ в. д., глуб. 22.5 м, $t = 14.7°$. Сб. Н. Ф. Михайлова. Как *Epymenia membranacea* Harv., опр. Е. С. Зинова; 17 VIII 1949 г., Татарский пролив, материковое побережье, ст. 15, 47°24.0′ с. ш., 139°0.3′ в. д., глуб. 43 м, $t = 1.8°$. Сб. Н. Ф. Михайлова; 18 VIII 1949 г., Татарский пролив, Сахалин, разрез от мыса Успения на Красногорск, глуб. 36—95 м, $t = 3.7—0.9°$; 19 VIII 1949 г., Татарский пролив, о-в Сахалин, станция 26, отер-трал № 6, 48°25.5′ с. ш., 141°58.8′ в. д., глуб. 22—35 м, $t = 3.8°$. Как *Epymenia membranacea*, опр. А. Д. Зинова; 21 VIII 1949 г., Татарский пролив, материковое побережье, отер-трал № 8, 49°58.8′ с. ш., 140°33.5′ в. д., глуб. 35 м. Как *Epymenia membranacea*, опр. А. Д. Зинова; 17 VIII 1980 г., Татарский пролив, материковое побережье, мыс Песчаный, ст. 165, глуб. 40 м; Охотское море: 1 VIII 1965 г., о-в Сахалин, зал. Мордвинова, выброс у с. Охотское, сб. опр. Ю. Е. Петров. Как *Epymenia obtusa*; 20 X 1998 г., о-в Сахалин, Тонино-Анивский п-ов, мыс Менапуцы, разрез 77, ст. 259, глуб. 42—44 м, сб. С. И. Моисеев.

Новый вид имеет небольшой ареал, который включает берега Татарского пролива между 47° и 50° с. ш. и восточное побережье Тонино-Анивского п-ова на Сахалине. Он растет на глубине 22—44 м (в III этаже горизонта фитофильной и в горизонте сциафильной растительности (Перестенко, 1980)) при температуре воды, согласно сборам, не выше 15°. Очевидно, что этот вид принадлежит к группе стенотермных видов. В дальневосточной флоре красных водорослей его можно отнести к видам, совокупный ареал которых включает Татарский пролив, Сахалин, Курильские острова, Охотское море. Среди них есть такие, которые имеют родственные связи с представителями нотальной или бореальной восточно-тихоокеанской флоры. С умеренноводной, аустральной флорой связаны, например, род *Heteroglossum* A. Zin., близкий к нотальному роду *Microrhinus* Skottsb., и род *Pleuroblepharidella* Wynne (Перестенко, 1988, 1994). О миграциях умеренноводных представителей флоры через тропические воды западной Пацифики свидетельствуют также биполярные ареалы других родов и некоторых видов красных и бурых водорослей, широко распространенных преимущественно в умеренных водах южного полушария. В их числе *Rhodymenia obtusa* и род *Ecklonia* Hornem. *Rhodymenia obtusa* растет у берегов южной Африки, Южной Америки, южной Австралии и у Новой Зеландии. Есть нахождения этого вида у берегов Антарктики и островов Субантарктики (Papenfuss, 1964). Виды *Ecklonia* распространены в нотальной зоне. Род представлен также в северном полушарии. Один из видов обитает в северной Атлантике у побережья Сенегала, Мавритании и Канарских островов, 3 вида — в северной Пацифике у берегов Кореи и Хонсю. Очевидно, что распространение этих видов и родов происходило в периоды значительных похолоданий, сказывавшихся и на гидрологии тропических широт: в ледниковые периоды. Похолодания, появление и рост ледников на обширных пространствах сопровождались значительными морскими регрессиями, в результате которых в западной Пацифике обнажались обширные пространства шельфа от Австралии до Берингова моря, что не могло не сказаться на режиме теплого сточного течения (Минданао, Куросио). Вследствие этих изменений на юге Охотского моря с наступлением ледникового периода возникал специфический гидрологический режим, свойственный формообразовательным центрам (Перестенко, 1988, 1994). Через этот центр в дальневосточную флору включались не только представители аустральной флоры в периоды похолодания, но и восточно-тихоокеанской. Виды американского происхождения и/или распространения широко расселялись к берегам Азии в периоды потеплений (Перестенко, 1988, 1994). С наступлением ледниковья в дальневосточной флоре, в том числе и на основе восточно-тихоокеанского элемента, возникали новые виды. Как считалось до недавнего времени, нотальный род *Lessonia* в северном полушарии был представлен одним видом *L. laminariaeoides* Post. et Rupr., эндемом Охотского моря. Однако недавние исследования показали, что этот вид должен быть выделен в отдельный род *Pseudolessonia*, так как по морфологии отличается от видов рода *Lessonia* и, согласно молекулярным исследованиям, обособляется в отдельный клад вместе с родами *Nereocystis* Post. et Rupr., *Macrocystis* Ag., *Pelagophycus* Aresch., *Postelsia* Rupr., распространенными в восточной Пацифике (Cho, Klochkova, Krupnova, Boo, 2006). Возможно, через этот центр в азиатскую флору включилось и сем. *Crossocarpaceae* (Перестенко, 1988, 1994). Характерной чертой распространения ряда видов, сформировавшихся в Охотоморском центре, являются небольшие или дизъюнктивные ареалы, преимущественное произрастание в сублиторальной зоне во II и III этажах горизонта фотофильной растительности, отсутствие у берегов Хоккайдо и сев. Хонсю. Среди них представители двух семейств: сем. *Crossocarpaceae* — *Crossocarpus lamuticus* Rupr., *Kallymeniopsis verrucosa* A. Zin. et Guss., *Velatocarpus kurilensis* Perest. и сем. *Rhodomelaceae* — *Neorhodomela irtugoi* Perest.

Пор. *Rhodymeniales* распространен в тропических и теплоумеренных водах Мирового океана. В Вестпацифике концентрируется наибольшее число видов этого порядка. Род *Rhodymenia* распространен в нотальной, тропической и бореальной зонах Тихого, Атлантического, Индийского океанов. В Тихом океане его виды обитают преимущественно в бореально-тропической интерзоне. В периоды температурных оптимумов, когда южная граница бореальной зоны сдвигалась на север (Жузе, 1962), происходило расселение представителей индо-вестпацифической флоры и (не исключено) в том числе видов *Rhodymenia*.

Таким образом, описываемый вид может иметь разное происхождение. Предковая форма распространилась или с севера, от берегов Америки, как предковые формы *Crossocarpaceae* и *Pseudolessonia*, или из южного полушария, как *Ecklonia*, или как виды сопредельной субтропической флоры, представители которой в период потеплений или усиления теплого сточного тропического течения появляются у берегов России и в настоящее время, как например *Cruoriella fissurata* Dawson, *Stenogramma interrupta* (C. Agardh) Montagne, *Sphacelaria divaricata* Montagne (неопубликованные данные автора). Однако на основании вышесказанного более определенно можно предположить, что *Rhodymenia abyssicola* независимо от происхождения представляет собой реликт флоры ледникового периода.

Благодарности

Выражаю свою признательность зав. Лабораторией анатомии и морфологии О. В. Яковлевой за приготовление постоянных препаратов микротомных срезов и сотруднику Лаборатории альгологии О. Ю. Яковлевой за исполнение и подготовку к печати иллюстраций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жузе А. П. Стратиграфические и палеонтологические исследования в северо-западной части Тихого океана. М., 1962. 259 с.

Зинова Е. С. Водоросли Охотского моря // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. II. 1954. Вып. 9. С. 259—310.

Зинова А. Д. Список морских водорослей южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Исследования дальневосточных морей СССР. М.; Л., 1959. Вып. 6. Труды Курило-Сахалинской экспедиции. № 2. С. 146—161.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Перестенко Л. П. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Сб. «Морская биогеография». М., 1982. С. 99—114.

Перестенко Л. П. Красные водоросли (*Rhodophyta*) северо-западной части Тихого океана. Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1988. 397 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Cho G. Y., Klochkova N. G., Krupnova T. N., Boo S. M. The reclassification of *Lessonia laminarioides* (Laminariales, Phaeophyceae): *Pseudolessonia* gen. nov. // J. Phycol. 2006. P. 1289—1299.

Dalen J. L., Saunders G. W. A review of the red algal genus *Leptofauchea* (*Faucheaceae*, *Rhodymeniales*) including a description of *L. chiloensis* sp. nov. // Phycologia. 2007. Vol. 46. N 2. P. 198—213.

Dawson E. Y. A review of the genus *Rhodymenia* with descriptions of new species // Allan Hancock Pacific Expeditions. 1941. Vol. 3. N 7, 8. P. 123—181.

Huisman J. M., Millar A. J. K. Asteromenia (*Rhodymeniaceae*, *Rhodymeniales*), a new red algal genus based on *Fauchea peltata* // J. Phycol. 1996. Vol. 32. N 1. P. 138—145.

Huisman J. M. The morphology and taxonomy of *Webervanbossea* De Toni f. (*Rhodymeniales*, *Rhodophyta*) // Cryptogam. Bot. 1995. Vol. 5. P. 367—374.

Kylin H. Die Florideenordnung *Rhodymeniales* // Lunds Univ. Årsskrift N. F. Avd. 2. 1931. Bd 27. N 11. 48 S.

Kylin H. Die Gattungen der Rhodophyceen // CWK Gleerups Förlag. Lund, 1956. 673 S.

Norris R. E. Some unusual marine algae (*Rhodophyta*) from South Africa // Phycologia. 1991. Vol. 30. N 6. P. 582—596.

Papenfuss G. F. // Catalogue and bibliography of Antarctic and sub-Antarctic benthic marine algae // Antarctic Research Series. 1964. Vol. 1. P. 1—76.

Saunders G. W., Starchan I. M., Kraft G. T. The families of the order *Rhodymeniales* (*Rhodophyta*): a molecular-systematic investigation with a description of *Faucheaceae* fam. nov. // Phycologia. 1999. Vol. 38. N 1. P. 23—40.

Saunders G. W., Lane C. E., Schneider C. W., Kraft G. T. Unraveling the *Asteromenia peltata* species complex with clarification of the genera *Halichrysis* and *Drouetia* (*Rhodymeniaceae*, *Rhodophyta*) // Canad. J. Bot. 2006. Vol. 84. N 10. P. 1581—1607.

Sparling S. R. The structure and reproduction of some members of the *Rhodymeniaceae* // Univ. California Publ. Bot. 1957. Vol. 29. N 3. P. 319—396.

Womersley H. B. S. The marine benthic flora of Southern Australia. *Rhodophyta*. Part III B. *Gracilariales*, *Rhodymeniales* and *Bonnemaisoniales* // Australian Biol. Resources Study. Canberra, 1996. 392 p.

SUMMARY

A new species *Rhodymenia abyssicola* (*Rhodymeniales*, *Rhodophyta*) is described. It is found in the Strait of Tatar (the Sea of Japan) and in the Mordvinov Bay (the Sea of Okhotsk) at the depth of 22—44 m.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.938 (571.63)

© Р. И. Коркишко

CYNANCHUM NIPPONICUM (*ASCLEPIADACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ ИЗ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

R. I. KORKISCHKO. *CYNANCHUM NIPPONICUM* (*ASCLEPIADACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF RUSSIA FROM PRIMORIE TERRITORY

Государственный природный заповедник «Кедровая Падь» ДВО РАН
692710 Приморский край, Хасанский р-н, пгт Приморский, ул. Заповедная, 10
E-mail: kedrpad@mail.ru
Поступила 25.08.2007

В Хасанском р-не (Приморский край) впервые для флоры России обнаружен вид рода *Cynanchum* — *C. nipponicum* Matsum. Приведены описание, сведения о географическом распространении и условиях произрастания вида.

Ключевые слова: флористические находки, Хасанский р-н, Приморский край, *Cynanchum nipponicum*.

Во время флористических исследований на юге Хасанского р-на (Приморский край), расположенного на стыке государственных границ России с КНР и КНДР, в августе 1985 г. на заболоченном лугу у горы Приозерной мы собрали растение из рода *Cynanchum*, видовую принадлежность которого в то время установить не удалось.

В настоящее время просмотр имеющихся литературных источников, в том числе и хорошо иллюстрированных, по флорам Японии, Китая и Кореи (Nakai, 1952; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Satake et al., 1981; Lee T., 1993; Lee Y., 1996) позволил идентифицировать собранное нами растение как *Cynanchum nipponicum* Matsum.

Приводим синонимическую цитату и описание нового для флоры России вида.

Cynanchum nipponicum Matsum. 1898, Bot. Mag. Tokyo 12: 39. — *Vincetoxicum nipponicum* (Matsum.) Kitagawa,1959, Journ., Jap. Bot. 34: 365. — *Cynanchum glabrum* Nakai f. *viridescens* Murata, 1957, Acta Phytotax, Geobot. 17: 12. — *Cynanchum nipponicum* Matsum. f. *viridescens* (Murata) Murata in Satake et al., 1981, Wild Flow. Jap. Herb. Pl. 3: 42. — Ластовень ниппонский.

Растение до 100 см выс., стебли одиночные, в нижней половине прямостоячие, цилиндрические, в верхней части тонкие, извилистые, густо опушены извилистыми волосками. Из пазух верхних листьев отходят боковые побеги, тонкие, вьющиеся. Листья в нижней части стебля 5—12 см дл., 2—3.5 см шир., к верхушке стебля уменьшающиеся, от широколанцетных до узких овально-удлиненных, короткозаостренные в нижней части стебля и постепенно заостренные к верхушке, округлые или слегка сердцевидные в основании, с обеих сторон опушены короткими жесткими волосками. Черешки 2—4 мм дл., густо опушенные. Соцветия зонтиковидные, плотные, почти сидячие, немногочисленные в пазухах верхних листьев. Цветки желтые, 7—8 (10) мм в диам., на коротких, 3—4 мм дл., цветоножках, опушенных отстоящими волосками. Доли чашечки ланцетные, 2.5—3.0 мм дл., оттопыренно-волосистые, по краю реснитчатые. Лепестки венчика 4—5 мм дл., узкоовальные, голые, тупые. Коронка с 5 сплющенно треугольными лопастями, достигающими около половины длины гиностегия. Листовки широко ланцетные, 4—5 см дл., 5— 7 мм шир., голые. Семена овально-эллиптические, около 5 мм дл., крылатые. Цв. VIII. Пл. IX.

Географическое распространение: Япония (острова Хонсю, Сикоку, Кюсю); Корея (Ohwi, 1965; Satake et al., 1981; Lee Y., 1996).

Следует заметить, что этот вид, широко распространенный в Японии и на п-ове Корея, не приводится для северо-восточного Китая и Китая в основных флористических сводках по этой территории (Kitagawa, 1979; Flora of China), а также не указывается В. Л. Комаровым (1949, 1950а, б) для Маньчжурии.

C. nipponicum произрастает на заболоченном вейниково-тростниковом лугу, где травостой слагают *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *C. angustifolia* Kom., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sanguisorba parviflora* (Maxim.) Takeda, *S. tenuifolia* Fisch. ex Link, *Lythrum salicaria* L., *Sium tenue* (Kom.) Kom., *Inula japonica* Thunb., *Eupatorium lindleyanum* DC., *Iris setosa* Pall. ex Link, *Hemerocallis lilio-asphodelus* L., *Lobelia sessilifolia* Lamb. и другие виды растений. Такие луга характерны для южной части Хасанского р-на.

Особенности общего распространения и характера произрастания *C. nipponicum* позволяют предположить, что именно здесь, на самом юге Хасанского р-на, проходит северная граница распространения этого вида.

Гербарный образец хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Благодарности

Автор благодарен Е. М. Саенко за переводы описаний вида, а также В. Ю. Баркалову за ценные советы при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии Ч. 1—3 // Избр. соч. М.; Л., 1949. Т. 3. 526 с.; 1950а. Т. 4. 768 с.; 1950б. Т. 5. 816 с.

Flora of China, http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=108969.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: J. Cramer, 1979. 715 p.

Lee T. B. Illustrated Flora of Korea. Seul, 1993. 992 p. (На корейском яз.).

Lee Y. N. Flora of Korea. Seul: Kyo-Hak Publishing Co., 1996. 1248 p. (На корейском яз.).

Nakai T. A synoptical sketch of Korean flora, or the vascular plants indigenous to Korea, arranged in new natural order // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). 1952. N 31. P. 1—152.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington: Smithsonian Institution, 1965. 1081 p.

Satake Y., Ohwi J., Kitamura S., Watari S., Tominari T. Wild flowers of Japan. Herbaceous Plants (including Dwarf Subshrubs). T. III. Tokyo, 1981. 259 p.

SUMMARY

A species of the genus *Cynanchum*, *C. nipponicum* Matsum., is discovered for the first time in Russia, namely in Khasansky District (Primorie Territory). Its description, information on geographic distribution and habitats are presented.

Features of *C. nipponicum* general distribution and character of vegetation suggest, that it is there, in the very south of the Khasansky District, where the northern border of the species range is located.

УДК 581.9 (571.6) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 9

© Я. В. Болотова, И. В. Козырь

CAULINIA TENUISSIMA (*NAJADACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

Ya. V. BOLOTOVA, I. V. KOZYR. *CAULINIA TENUISSIMA* (*NAJADACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF AMUR REGION

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675000 Амурская обл., г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, 2-й км
Факс 8 (4162) 52-32-53
E-mail: garden@ascnet.ru
Поступила 07.08.2007

Впервые приводятся данные о нахождении в Амурской обл. (российский Дальний Восток) *Caulinia tenuissima* (*Najadaceae*). Ранее вид был отмечен только для юга Приморского края.

Ключевые слова: *Caulinia tenuissima*, российский Дальний Восток, Амурская обл., Нижне-Зейский и Уссурийский флористические районы, Красная книга.

Caulinia tenuissima (A. Br. ex Magnus) Tzvel. был найден авторами во время полевого сезона 2006 г. на территории Селемджинского р-на Амурской обл. При подготовке статьи использованы материалы гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Флористические районы российского Дальнего Востока (РДВ) приведены по региональной сводке (Сосудистые.., 1985). Звездочкой (*) отмечены виды, занесенные в Красные книги различного ранга. Гербарные образцы растений хранятся в Амурском филиале Ботанического сада-института ДВО РАН, дубликаты переданы в Гербарий С.-Петербурга (LE).

**Caulinia tenuissima* — Амурская обл., Селемджинский р-н, пос. Норск, залив р. Альдикон, в воде. 24 VII 2006. Я. В. Болотова, И. В. Козырь; Селемджинский р-н, пос. Норск, оз. Крещеновское, в воде. 24 VII 2006. Я. В. Болотова, И. В. Козырь.

Один из редчайших видов реликтовых водных растений с дизъюнктивным ареалом, занесенный в Красные книги различного ранга, включая Красную книгу РСФСР (1988). На территории России ареал вида распадается на две основные области: европейскую и дальневосточную. Вид встречается преимущественно на северо-западе европейской части России. Для РДВ вид отмечался только для Уссурийского флористического района (Сосудистые.., 1987). Ближайшее известное местонахождение *C. tenuissima* — на территории крайнего юга Приморского края, на северном побережье Посьетского залива (LE).

C. tenuissima впервые приводится для флоры Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района. Растение было собрано в стадии плодоношения в мелководных хорошо прогреваемых водоемах с прозрачной водой и со слабо заиленным дном на глубине 0.3—0.5 м. Состояние обнаруженных довольно многочисленных популяций хорошее. Кроме *C. tenuissima*, в водоемах были найдены следующие виды водных растений: **Nymphaea tetragona* Georgi, **Trapa pseudoincisa* Nakai, *Sagittaria natans* Pall., *Utricularia macrorhiza* Le Conte, *Callitriche palustris* L., *Myriophyllum ussuriense* (Regel) Maxim., *M. verticillatum* L., *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle, *Potamogeton berchtoldii* Fieb., *P. maackianus* A. Benn., *P. octandrus* Poir., *P. perfoliatus* L., *Batrachium* sp. *C. tenuissima* отличается от близкого и более распространенного вида *C. japonica* (Nakai) Nakai размером семян и формой ячеек на поверхности семян (Цвелёв, 1983).

Находка *C. tenuissima* в Амурской обл. заметно расширяет представления об ареале вида. Сборы *C. tenuissima* сделаны значительно западнее по сравнению с ранее известным, по-видимому, на северо-западной границе ареала в пределах дальневосточного региона. Для сохранения найденных популяций рекомендуется обязательное включение *C. tenuissima* в новую редакцию Красной книги Амурской обл. со статусом 1 (виды, находящиеся под угрозой исчезновения).

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность администрации и сотруднику Норского государственного заповедника С. П. Сенчишину за организацию исследовательских маршрутов, сотруднику Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Н. Н. Цвелёву, уточнившему наши определения, и сотрудникам Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН В. М. Старченко и Г. Ф. Дарман за помощь в подготовке настоящей работы.

Полевые исследования выполнены в рамках гранта ДВО (№ 06III-В-06-199).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., СПб., 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 446 с.

Цвелёв Н. Н. Заметки о некоторых водных растениях Дальнего Востока, 2 // Новости систематики высших растений. 1983. Т. 20. С. 238—242.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

New data on distribution of *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel. in the Amur Region (Far East of Russia) are given. Earlier, the species was recorded only in the southern Primorie Territory.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.38 : 511.1 (582.675)

© А. А. Красников, А. С. Эрст

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*) ИЗ СИБИРИ

A. A. KRASNIKOV, A. S. ERST. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF THE GENUS *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*) FROM SIBERIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: tarax@mail.ru, mon-ranunculus@yandex.ru
Поступила 05.12.2007

Приведены числа хромосом (2n) для 10 видов рода *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae*) из Сибири. У *R. pseudohirculus* Schrenk обнаружены хромосомные расы с 2n = 32 и 2n = 40, а у *R. sceleratus* L. — с 2n = 32 и 2n = 64. Новое число хромосом (2n = 32) выявлено у *R. pulchellus* C. A. Mey.

Ключевые слова: числа хромосом, *Ranunculus* L., *Ranunculaceae* Juss., Сибирь.

Ranunculus acris L., **2n = 14.** Новосибирская обл., окр. г. Новосибирска, пос. Нижняя Ельцовка, заболоченный луг, 10 V 2007, А. С. Эрст.

R. auricomus L., **2n = 32.** Алтайский край, окр. г. Барнаула, в 3 км от станции Присягино, заболоченный луг, 23 V 2007, А. С. Эрст, А. В. Торони.

R. longicaulis C. A. Mey., **2n = 32.** Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, долина р. Бар-Бургазы, в среднем течении, 49°55′ с. ш., 89°25′ в. д., галечник, 06 VII 1982, № 19, А. Красников, А. Манеев.

R. natans C. A. Mey., **2n = 16.** Республика Тыва, Каа-Хемский р-н, хр. Академика Обручева, р. Хуле (по берегу левого притока р. Улуг-О), высота 1663 м над ур. м., 15 VIII 2006, Д. Шауло, С. Шауло.

R. polyanthemos L., **2n = 16.** Алтайский край, окр. г. Барнаула, в 3 км от станции Присягино, заболоченный луг, 23 V 2007, А. С. Эрст, А. В. Торони. Республика Тыва, Тоджинский р-н, хр. Академика Обручева, окр. оз. Мюн, высота 925 м над ур. м., канава возле дороги, 15 VIII 2006, Д. Шауло, С. Шауло.

R. propinquus C. A. Mey., **2n = 14.** Республика Тыва, Каа-Хемский р-н, хр. Академика Обручева, верховья р. Сынак (левый приток р. Улуг-О), высота 1970 м над ур. м., лужа у основания курумов, 12 VIII 2006, Д. Шауло.

R. pseudohirculus Schrenk, **2n = 32.** Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, долина р. Юстыд, в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, 49°48′ с. ш., 89°35′ в. д., сырой берег озера, 31 VII 1982, № 43, А. А. Красников. **2n = 40.** Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, долина р. Буйлюкем в среднем течении, 50°15′ с. ш., 89°20′ в. д., берег реки, 23 VI 1982, № 6, А. А. Красников; там же, окр. с. Ташанта, ущелье Уландрык, в 3 км выше устья реки, 49°40′ с. ш., 89°10′ в. д., берег реки, 02 VII 1982, № 21, он же.

R. pulchellus C. A. Mey., **2n = 32.** Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Ак-Тал, заболоченный берег реки, 18 VIII 1981, А. Красников, А. Манеев; там же, хр. Чихачева, долина р. Бар-Бургазы, в среднем течении, 49°40′ с. ш., 89°10′ в. д., берег реки на моховом покрове, 06 VII 1982, № 20, А. Красников, А. Манеев.

R. repens L., **2n = 32.** Алтайский край, окр. г. Барнаула, в 3 км от станции Присягино, заболоченный луг, 23 V 2007, А. С. Эрст, А. В. Торони; там же, санаторий Барнаульский, берег р. Оби, ивняк, 23 V 2007, А. С. Эрст, А. А. Эрст, А. В. Торони. Новосибирская обл., окр. г. Новосибирска, пос. Нижняя Ельцовка, заболоченный луг, 10 V 2007, А. С. Эрст. Красноярский край, Шушенский р-н, Зап. Саян, хр. Борус, устье р. Голубой, берег Майнского водохранилища, у воды, высота 400 м над ур. м., 03 VIII 2005, Д. Шауло.

R. sceleratus L., **2n = 32.** Новосибирская обл., окр. г. Новосибирска, пос. Нижняя Ельцовка, заболоченный луг, 10 V 2007, А. С. Эрст. **2n = 64.** Республика Тыва, Пий-Хемский р-н, Турано-Уюкская котловина, урочище «Кислые озера», 52°08′ с. ш., 093°45′ в. д., высота 639 м над ур. м., солончак, 16 VIII 2005, Д. Шауло.

Гербарные образцы изученных видов хранятся в гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48778а).

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 10 species of the genus *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae*) from Siberia are given. Chromosome races with 2n = 32 and 2n = 40 were found in *R. pseudohirculus* Schrenk and those with 2n = 32 and 2n = 64 in *R. sceleratus* L. A new chromosome number (2n = 32) was identified in *R. pulchellus* C. A. Mey.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© В. И. Матвеев,[1] В. В. Соловьева,[1] С. В. Саксонов[2]

ИГОРЬ МИХАЙЛОВИЧ РАСПОПОВ
(к 80-летию со дня рождения и 60-летию научной деятельности)

V. I. MATVEEV, V. V. SOLOVJOVA, S. V. SAXONOV. IGOR MIKHAILOVICH RASPOPOV (ON THE 80th BIRTHDAY AND THE 60th ANNIVERSARY OF SCIENTIFIC ACTIVITY)

[1] Самарский государственный педагогический университет
443090 Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26
E-mail: verasgpu@pochta.ru
[2] Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 Самарская обл., Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: saxonoff@mail.ru
Поступила 18.02.2008

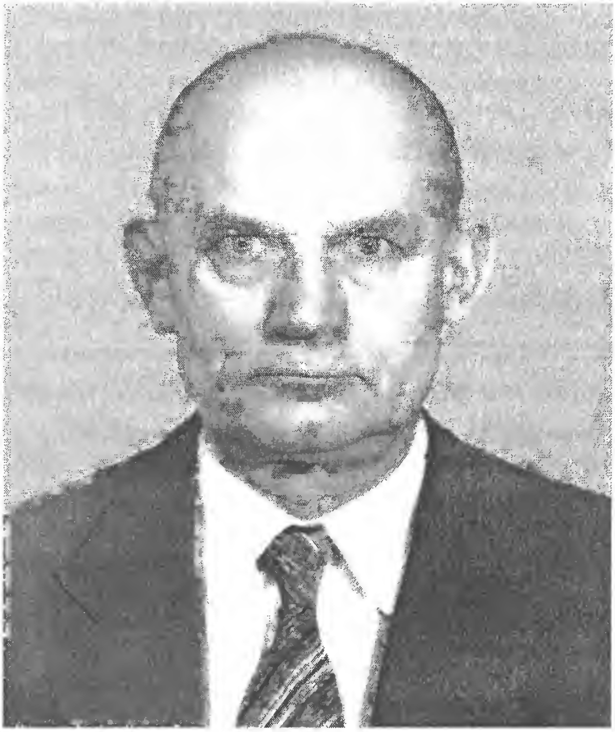
Исполнилось 80 лет профессору, доктору биологических наук Игорю Михайловичу Распопову, известному гидроботанику и лимнологу. Он родился 30 июля 1927 г. в г. Ленинграде. Получив диплом с отличием по окончании кафедры ботанической географии географического факультета Ленинградского университета, И. М. Распопов по предложению зав. кафедрой проф. Александра Александровича Корчагина был оставлен в аспирантуре. Диссертация на тему «Естественное возобновление дубовых лесов Крымского заповедника», связанная с водоохранным значением дубрав для курортов Южного берега Крыма, была успешно защищена в ноябре 1953 г.

После окончания аспирантуры И. М. был направлен в Лабораторию озероведения АН СССР (ныне Институт озероведения РАН), в которой прошла вся его научная деятельность и где он работает в настоящее время. В Лаборатории озероведения ему было поручено изучение новых для него ботанических объектов — высших водных растений прудов южных областей европейской части СССР (Сталинградской, Балашовской, Воронежской) и Камыш-Самарских озер Западного Казахстана. Благодаря присутствию в учреждении хорошего специалиста по высшей водной растительности В. М. Катанской И. М. в короткий срок освоил новый для себя раздел геоботаники.

В 1957 г. И. М. назначается заместителем начальника Ладожской экспедиции.

Почти вся научно-исследовательская деятельность И. М. связана с изучением высшей водной растительности семи больших разнотипных озер Северо-Запада России — Ладожского, Онежского, Ильменя, Белого, Кубенского, Воже и Лача. Результаты многолетних комплексных исследований изложены в монографии «Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР» (1985), которая легла в основу докторской диссертации, защищенной в 1986 г., а также в 7 коллективных монографиях, посвященных гидробиологии упомянутых выше озер.

Несомненный интерес представляют проведенные коллективом сотрудников Института озероведения под руководством И. М. работы по выявлению роли дина-



мики вод в формировании биоценозов бентоса. Особое внимание было уделено влиянию волнения, для чего были сконструированы новые приборы и модернизированы существующие, а также предложены новые методы измерения силы воздействия волн на гидробионты. Вначале неожиданными показались результаты очень слабого гашения волны при прохождении через заросли макрофитов. Однако крупный специалист по динамике вод проф. Н. А. Лабзовский подтвердил закономерность такого явления, отметив, что в формулах, описывающих движение волн, отсутствует коэффициент трения. Волна как бы прокатывается колесом, подминая растения, но очень слабо теряет силу. Итогом этих исследований явилась монография «Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер» (1990).

В списке научных трудов И. М. особое научно-практическое значение имеют работы методического плана. Пособия «Методы изучения высшей водной растительности» (1983) и «Мониторинг высшей водной растительности» (1992) используются в странах СНГ и приняты в качестве стандартных для системы Гидрометеослужбы России. Методы мониторинга макрофитов опубликованы в Финляндии на английском языке (Joensuu, 1999). Большой практический опыт изучения фитопродукции водоемов обобщен в работах «Основные понятия продукционной биологии и методы определения продукции макрофитов пресноводных озер» (1973); «Продукция макрофитов водоемов с замедленным водообменом: основные понятия, методы изучения» (2003); «Основные понятия продукционной гидробиологии применительно к макрофитам» (2006), и др.

Будучи искренне заинтересованным в развитии гидроботаники, ученый всегда стремился привлечь к исследованиям как можно больше специалистов, понимая и высоко оценивая роль молодых кадров в науке. Именно с этой целью А. И. Мережко, В. А. Экзерцев и И. М. Распопов проявили инициативу и провели в 1977 г. первую конференцию по макрофитам. Местом проведения был выбран пос. Борок, где В. А. Экзерцев был заместителем директора Института биологии внутренних вод и заведовал лабораторией.

На первой конференции было принято решение проводить гидроботанические конференции один раз в 3 года. Однако следующая конференция состоялась в пос. Борок только в 1988 г. И. М. всегда был активным членом оргкомитетов всех последующих конференций, на которых обсуждались современное состояние и задачи гидроботанических исследований, включая Школу «Гидроботаника: методология, методы» (Борок, 8—12 апреля 2003 г.) и VI Всероссийскую школу-конференцию по водным макрофитам «Гидроботаника 2005» (11—16 октября 2005 г.). После публикации материалов последних конференций уже никому не приходится оспаривать самостоятельность гидроботаники как науки, имеющей свою методологию, содержание, объект, предмет и методы исследований.

И. М. является автором около 200 публикаций, включая монографии, научные статьи в центральных и ведомственных изданиях, научно-популярные книги, рецензии и тезисы докладов, прочитанных на международных и отечественных съездах, конгрессах и конференциях. 45 публикаций осуществлено за рубежом.

Помимо исследовательской работы на И. М. возлагались и научно-организационные обязанности, ему не раз приходилось принимать участие в руководстве экспедициями Института озероведения РАН. В 1970 г. его назначают генеральным секретарем оргкомитета 18-го конгресса Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии (SIL). Выполнение столь ответственной и большой организационной работы дало возможность личного общения со многими видными лимнологами мира. Успешное, по отзывам участников из разных стран, проведение конгресса SIL в 1971 г. в Ленинграде привело к тому, что высокий уровень профессионализма И. М. оценили в президиуме АН СССР и стали включать его в комиссии президиума АН СССР по проверке учреждений Академии наук (Карельский филиал АН СССР, Лимнологический институт Сибирского отделения АН СССР).

В 1970 г. в Румынии на Международной конференции по макрофитам произошло знакомство И. М. с известным чешским ученым, директором Ботанического института Чехословацкой академии наук академиком Славомилом Гейны, результатом которого стала договоренность о регулярном сотрудничестве биологов Института озероведения АН СССР и Ботанического института ЧСАН, которое в дальнейшем было поставлено в план международных связей академий наук двух государств. Регулярные обмены учеными двух институтов, ответственность за которые возлагалась на И. М., продолжались многие годы. В результате в соавторстве с чешскими ботаниками под редакцией И. М. Распопова, С. Гейны и Я. Квета были опубликованы два тома трудов «Гидробиологические процессы в водоемах» в издательстве «Наука» в 1983 г. на русском языке и «Studies of shallow lakes and ponds» в издательстве «Akademia» (Praha) в 1986 г. на английском языке. С 1977 по 1990 г. И. М. был членом редколлегии журнала «Aquatic Botany». Он является членом Всесоюзного географического общества, Всесоюзного ботанического общества и Всесоюзного гидробиологического общества, в деятельности которого долгое время принимал активное участие, являясь членом президиума общества. В 2001 г. его избрали в почетные члены Центрального совета ГБО РАН.

Личность И. М. Распопова вызывает интерес у специалистов не только нашей страны, но и за рубежом. Биографические сведения о нем несколько лет (с 1999 г.) публиковались в таких ежегодных справочниках, как Marquis Who's Who in the World, Marquis Who's Who in Science and Engineering (USA), а также в 2000 г. — Dictionary of International Biography (UK) и в справочнике «Известные русские» (Москва, изд-во «Астреа», 2000, 3-е изд.).

В заключение нельзя не отметить, что Игорь Михайлович, являясь крупным и авторитетным ученым, глубоко преданным своему делу, известен как скромный, легкий в общении человек, всегда доброжелательный, готовый в нужный момент оказать помощь и поддержку. Поздравляем дорогого юбиляра с замечательными датами и желаем бодрого настроения, хорошего здоровья и новых творческих успехов!

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ И. М. РАСПОПОВА

1959. Зарастание озер Карташево и Степаново из группы Камыш-Самарских озер // Бот. журн. Т. 44. № 6. С. 860—865.

1960. Водная и прибрежная растительность прудов верхней половины бассейна р. Бузулук // Тр. Лаборатории озероведения. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 9. С. 94—127.

Характер зарастания пруда Поливного в зависимости от изменения его водности // Тр. Лаборатории озероведения. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 9. С. 300—308.

1961. Высшая водная растительность шхерного района Ладожского озера // Тр. Лаборатории озероведения. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 12. С. 193—210.

Геоботанический очерк озер Карташево и Степаново // Тр. Лаборатории озероведения. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 14. С. 206—217.

1963. Об основных понятиях и направлениях гидроботаники в Советском Союзе // Успехи современной биологии. Т. 55. № 3. С. 453—464.

1965. Важнейшие задачи советской гидроботаники // Проблемы современной ботаники. Л.: Наука. Т. 1. С. 234—236.

1968. Высшая водная растительность Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 16—72.

1970. Некоторые соображения по терминологии применительно к гидроботаническим исследованиям на Онежском озере // Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск: Изд-во «Карелия». Вып. 4. С. 97—100.

Сравнительная характеристика зарастания Онежского и Ладожского озер // Биология озер: Тр. Всесоюзн. симпозиума по основным проблемам пресноводных озер. Вильнюс. Вып. 3. С. 116—125.

1971. Высшая водная растительность (Повенецкого залива) // Природные особенности Северо-восточной части Онежского озера в связи с его хозяйственным использованием. Петрозаводск: Изд-во «Карелия». С. 127—135.

Геоботаническая характеристика заливов западной части шхерного района Ладожского озера // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Изд-во «Карелия». С. 60—72. (Совместно с М. А. Рычковой).

Litoralvegetation der Onega- und Ladogaseen // Hidrobiologia. Bucuresti. S. 241—247.

1972. Zur Methodik der Bestimmung der Jahresproduktion der Makrophyten in den Seen der nordwestlichen UdSSR // Verh. Internat. Verein. Limnologie. Stuttgart. Bd 18. S. 171—175.

1973. Основные понятия продукционной биологии и методы определения продукции макрофитов пресноводных озер // Вопросы современной лимнологии. Л.: Наука. С. 183—194. (Совместно с А. П. Белавской).

Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера // Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л.: Наука. С. 123—142.

1977. Высшая водная растительность оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Л. Ч. 2. С. 68—78.

Production by freshwater vascular plant (macrophyte) communities of lakes and reservoirs in the European part of the USSR // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. Vol. 12. N 2. P. 113—120. (With Ekserzev V. A., Koreljakova I. L.).

1978. Динамика вод и формирование биоценозов литорали (на примере Кубенского озера) // Экология. № 6. С. 83—88. (Совместно с Т. Д. Слепухиной, Ф. Ф. Воронцовым, М. А. Рычковой).

О некоторых понятиях гидроботаники // Гидробиол. журнал. Т. 14. № 3. С. 20—26.

Ресурсы макрофитов больших мелководных озер Вологодской и Архангельской областей // Растительные ресурсы. Т. 14. Вып. 4. С. 532—539.

1979. Vegetation der grossen seichten Seen im Nordwesten der UdSSR und ihre Produktion // Archiv für Hydrobiologie. Bd 86. N 2. S. 242—253.

1981. Высшая водная растительность (оз. Белого) // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. II. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л.: Наука. С. 194—210.

Effect of human influence on aquatic vegetation // Aquatic Botany. Vol. 11. N 1. P. 91—92.

1983. Влияние эвтрофирования на развитие кубышки малой (Nuphar pumila (Timm.) DC) в прудах Южной Чехии и в заливах северной части Ладожского озера // Гидробиологические процессы в водоемах. Л.: Наука. С. 214—243. (Совместно с С. Гейны и др.).

Высшая водная растительность озера Ильмень // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 58. С. 21—25. (Совместно с О. Н. Доценко).

Методы изучения высшей водной растительности // Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоиздат. С. 123—176. (Совместно с В. М. Катанской).

Характеристика наиболее распространенных водных растений // Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоиздат. С. 189—219. (Совместно с В. М. Катанской).

1985. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 200 с.

1986. Высшая водная растительность и ее роль в экосистемах больших озер. Автореф. дисс. докт. биол. наук. Киев. 43 с.

Современное состояние и задачи гидроботанических исследований в СССР // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л. Вып. 252. С. 69—77. (Совместно с И. Л. Кореляковой).

Современное состояние и задачи гидроботанических исследований в СССР // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л. Вып. 252. С. 69—77. (Совместно с И. Л. Кореляковой).

1987. Макрофиты и их бактериальная деструкция в континентальных водоемах // Гидробиол. журн. Т. 23. № 3. С. 3—9. (Совместно с М. А. Беловой).

Роль макрофитов в круговороте фосфора в Ладожском озере // Элементы круговорота фосфора в водоемах. Л.: Наука. С. 80—90. (Совместно с М. А. Беловой).

Развитие гидроботаники в Советском Союзе // Гидробиол. журн. Т. 23. № 5. С. 13—23.

Aquatic vegetation dynamic during 20 years in two bays in Ladoga Lake // Archiv für Hydrobiologie. Ergebnisse der Limnologie. Bd 27. S. 75—82. (With Menshutkin V. V., Dotzenko O. N.).

1988. Wave effects on the bottom biocenoses in the Onega Lake bays // Archiv für Hydrobiologie. Bd 112. S. 115—124. (With Slepukhina T. D., Vorontzov F. F., Dotzenko O. N.).

1990. Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. Л.: Наука. 114 с. (Совместно с Ф. Ф. Воронцовым, Т. Д. Слепухиной, О. Н. Доценко, М. А. Рычковой).

1991. Высшая водная растительность двух различных по степени антропогенного воздействия озер Валдая // Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб.: Наука. С. 209—212. (Совместно с О. Н. Доценко, Н. В. Усенко).

Экологические модификации высшей водной растительности // Экологические модификации и критерии экологического мониторинга. Л.: Гидрометеоиздат. С. 191—198. (Совместно с А. И. Мережко, С. Гейны, Я. Кветом).

1992. Влияние макрофитов на волновое воздействие в озерах // Водные ресурсы. № 6. С. 81—88. (Совместно с Ф. Ф. Воронцовым, О. Н. Доценко).

Мониторинг высшей водной растительности // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 173—244.

Особенности зарастания больших озер при усилении антропогенного пресса // Водные ресурсы. № 2. С. 100—105.

Роль высших водных растений в круговороте фосфора в Ладожском озере // Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы. СПб.: Наука. С. 96—101.

Ecological modifications of aquatic vascular plant communities // Ecological modifications and criteria for ecological standardization. St. Petersburg. «Hydrometeoizdat». P. 101—107. (With Merezhko A. I., Hejny Sl., Kvet J.).

1995. Long-term monitoring of higher aquatic vegetation in the polluted bay of Ladoga Lake // Harmonizing Human Life with Lakes. Proceedings of 6th Internat. Conference on Conservation and Management of Lakes. Kasumigaura'95. Vol. 2. P. 1132—1134. (With Dotzenko O. N.).

1996. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation // Development in Hydrobiology. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London. Vol. 322. P. 39—47. (With Andronikova I. N., Dotsenko O. N., Kurashov E. A. et al.).

1997. Present state of aquatic macrophyte vegetation in Lake Ladoga: biodiversity, phytosociology and production // Proceedings of the Second Internat. Lake Ladoga Symposium 1996. Joensuu. Univ. of Joensuu, Publications of Karelian Institute. N 117. P. 196—202. (With Dotzenko O. N.).

1998. Высшие растения как средообразующий фактор в прибрежно-водных экотонах // Вопросы биоценологии. Саратов: Изд-во Саратовского ГУ. С. 86—92. (Совместно с О. Н. Доценко).

Гидроботаника и роль выпускников Санкт-Петербургского университета в ее развитии // Проблемы ботанической географии. СПб. С. 132—136.

Прибрежно-водные экотоны больших озер. СПб. РТП ИК «Синтез». 54 с. (Совместно с И. Н. Андрониковой, Т. Д. Слепухиной и др.).

General ecology of wetlands // In: Westlake D.F., Kvet J., Szczepanski A. (eds). The Production Ecology of Wetlands. Cambridge Univ. Press. P. 1—77. (With Hejny Sl., Segal S.).

1999. Methods of macrophyte monitoring // Proceedings of a workshop on monitoring of large lakes. Joensuu. P. 187—192.

Macrophyte monitoring methods // Analytical and sampling methods for environmental monitoring in Lake Ladoga and other large lakes in Russia. University of Joensuu. Working Papers. N 3. P. 43—46.

2000. Зарастание двух разнотипных заливов Ладожского озера в многолетнем аспекте // Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск. Карельский научный центр РАН, Редакционно-издательский отдел. С. 245—248. (Совместно с Л. Адамецом, Ш. Гусаком).

Long-term aspects of aquatic macrophytes in two bays of Lake Ladoga of different nutrient status // Proceedings of the 3d Internat. Lake Ladoga symposium 1999. Joensuu. Univ. of Joensuu. Publications of Karelian Institute. N 129. P. 148—151. (With Adamec L., Husak S.).

2001. Land-water ecotones of Lake Ladoga // Partnerships for sustainable life in lake environments: making global freshwater mandates work. 9th Internat. Conf. on the Conservation and Management of Lakes. Conference Proceedings. Session 4. Otsu. Shiga. Japan. P. 222—226.

2002. Высшие водные растения как структурообразующий фактор в развитии гидробиоценозов // Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука. С. 242—245.

Современное состояние Сестрорецкого Разлива // Водные объекты Санкт-Петербурга. С. 247—266. (Совместно с В. П. Беляковым, В. Г. Драбковой и др.).

Influence of aquatic macrophytes on the littoral zone habitats of the Lake Ladoga, NW Russia // Preslia. Praha. Vol. 74. N 4. P. 315—321. (With Adamec L., Husak S.).

2003. Продукция макрофитов водоемов с замедленным водообменном: основные понятия, методы изучения // Гидроботаника: методология, методы: Материалы школы по гидроботанике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 146—150.

The main problems of long-term monitoring in the littoral zone of large deep lakes // Proceedings of the Fourth Internat. Lake Ladoga symposium 2002. Univ. of Joensuu. Publications of Karelian Institute. N 138. P. 358—363. (With Andronikova I. N.).

2005. Зарастание водохранилища Сестрорецкий Разлив и накопление высшими растениями химических веществ // Экологическая химия. Т. 14. Вып. 3. С. 159—162.

Зарастание озера Лача макрофитами // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. СПб.: «Наука»-«ВВМ». С. 186—192.

2006. Основные понятия продукционной гидробиологии применительно к макрофитам // Матер. VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидроботаника-2005» (Борок, 11—16 октября 2005 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 153—158.

Сообщества макрофитов в прибойной зоне озер — особенности распространения, методы изучения // Там же. С. 159—166.

2007. Возможности индикации состояния окружающей среды по показателям видов и сообществ макрофитов // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Сб. матер. Междунар. конф. СПб.: ЛЕМА. С. 156—160.

УДК 92 (47 + 57) : 58

Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 9

© Н. П. Старшова

РОЗА ЕФИМОВНА ЛЕВИНА — УЧЕНЫЙ И УЧИТЕЛЬ

N. P. STARSHOVA. ROSA EFIMOVNA LEVINA — A SCIENTIST AND A TEACHER

Ульяновский государственный педагогический университет
432700 Ульяновск, площадь 100-летия со дня рождения В. И. Ленина, 4
Факс (8422) 31-24-74
E-mail: ulgpu@mv.ru

Поступила 16.01.2008

Р. Е. Левина (1908—1987) — один из лидеров в развитии отечественной школы карпологии и репродуктивной биологии в целом.

Ключевые слова: Р. Е. Левина, история науки, репродуктивная биология, эволюционная морфология, карпология, диссеминация, гетерокарпия, семенная продуктивность.

Роза Ефимовна Левина (1908—1987) широко известна нескольким поколениям отечественных и зарубежных ботаников. Она была признанным авторитетом в области карпологии: ее работы по морфологии и классификации плодов цитируются до сих пор, а ряд идей из области теоретической морфологии поддерживается и развивается многими ботаниками. Важнейшим направлением научной деятельности Р. Е. была разработка общих проблем репродуктивной биологии семенных растений, и ее по праву можно считать одним из лидеров данной отрасли отечественной ботаники.

Основой для этой статьи послужили материалы публикаций о Р. Е. в академических журналах (Войтенко, Старшова, 1979; Данилова и др., 1988; Старшова, 1989, 1999), архив кафедры ботаники Ульяновского государственного педагогического университета (УлГПУ), который до 1994 г. назывался Педагогическим институтом (УГПИ). Большую роль сыграла моя многолетняя совместная с Розой Ефимовной работа в одном научном и педагогическом коллективе. Часть информации любезно предоставлена А. Н. Верником — племянником Р. Е.

Р. Е. Левина родилась 26 августа 1908 г. в г. Нежине в семье служащего. В 1927 г., окончив среднюю школу, она поступила в Воронежский государственный университет (ВГУ), естественное отделение которого закончила в 1931 г. После этого Р. Е. около двух лет была преподавателем биологии рабфака и педагогического техникума в г. Новозыбкове Брянской обл., затем по приглашению своего учителя, члена-корреспондента АН СССР Б. М. Козо-Полянского вернулась в Воронежский университет на кафедру высших растений. Б. М. Козо-Полянский оказал большое влияние на формирование Р. Е. как ученого. Под его руководством она обучалась в аспирантуре ВГУ (1932—1935 гг.) по систематике и географии высших растений. Он руководил ее первыми научными исследованиями, которые были посвящены изучению сегетальных сорняков. За них в 1939 г. Розе Ефимовне была присуждена ученая степень кандидата биологических наук. Вопросы расселения растений на протяжении последующих 20 лет были ведущими в ее научной деятельности.

Свой путь преподавателя университета Р. Е. начала еще в аспирантуре, совмещая учебу и научную деятельность с работой в должности ассистента. После окончания аспирантуры она выполняет большую работу на постах ученого секретаря и заместителя директора НИИ биологии при ВГУ (1935—1939 гг.), а позднее — заместителя директора Ботанического сада ВГУ (1937—1939 гг.). В трудный для становления сада период она много сделала для организации и развертывания ра-

бот научного отдела. С 1939 г. Р. Е. работает в должности доцента кафедры высших растений ВГУ.

Успешно начатая педагогическая и научная деятельность Р. Е. была прервана Великой Отечественной войной. Осенью 1941 г. она эвакуируется в г. Куйбышев (Самара) и работает на авиационном заводе в качестве контрольного мастера.

В январе 1943 г. Р. Е. была принята по конкурсу на должность доцента кафедры ботаники УГПИ и переехала в Ульяновск. С этим вузом связана вся ее дальнейшая научная и педагогическая деятельность. Здесь она выросла в крупного ученого и прекрасного педагога. С 1957 по 1966 г. Роза Ефимовна возглавляла кафедру.

Уже летом 1943 и 1944 гг. вместе с С. В. Голицыным Р. Е. изучает флору окрестностей Ульяновска, но основным направлением ее научной деятельности остается изучение диссеминации цветковых растений в эволюционном и экологическом аспектах. Она проводит полевые исследования в Ульяновской, Курской, Волгоградской областях, изучая в этом плане сорные, лесные и степные растения, обобщает обширную литературу. Как итог, кроме многочисленных статей — монография «Способы распространения плодов и семян» (1957), защищенная Р. Е. в качестве докторской диссертации в 1959 г. Этот труд был первым в отечественной ботанике монографическим исследованием по карпобиологии и он до сих пор не потерял своей научной ценности. Р. Е. по-новому дала определение карпобиологии, раскрыла содержание проблемы и ее аспекты, предложила оригинальную классификацию автохоров, баллистов, анемохоров и антропохоров. Особое место в книге занимает эволюционный анализ способов диссеминации. Впоследствии эта классификация заняла прочное место в научной литературе, а Р. Е. стала признанным специалистом по карпобиологии в нашей стране.

В 1950-е годы внимание Р. Е. привлекают вопросы морфологической карпологии: классификация и номенклатура плодов. Она публикует руководство «Типы плодов и их классификация» (1959). В мае 1960 г. на расширенном заседании морфологической секции ВБО Р. Е. выступила с докладом о классификации и номенклатуре плодов, который вызвал оживленную дискуссию. Эта дискуссия перешла на страницы «Ботанического журнала», имела широкий резонанс и оказалась плодотворной для развития отечественной карпологии. Р. Е. продолжила работу над схемой морфологической классификации плодов и нашла удачный ее вариант (1961). Эта схема вошла в ряд вузовских учебников, что способствовало формированию системы взглядов на эту проблему.

Ценным вкладом в морфологию растений явилась монография Р. Е. «Плоды. Морфология, экология, практическое значение» (1967а). До сих пор она является незаменимым справочником для ботаников разного профиля. Поиски новых вариантов классификации Р. Е. вела до конца жизни, что нашло отражение в ее последней работе «Морфология и экология плодов» (1987). Анализируя новейшие достижения о происхождении, онтогенетических превращениях гинецея и его типах, а также предложенные в последние годы классификации, она разработала свой вариант иерархической классификации плодов: стройный и логичный в смысле выделения соподчиненных категорий, удобный для обозрения и пользования, достаточно простой и отражающий сущностные характеристики классифицируемых объектов. Для экологического раздела этой книги автором была принята иная, чем в ранних работах, последовательность изложения материала по агентам диссеминации. Эта последовательность в большей мере отражает эволюционные уровни специализации способов распространения. Продуманно и интересно здесь представлена новая аэродинамическая классификация анемохорных диаспор, справедливо подчеркивается широкое распространение в природе сочетаний разных способов диссеминации у одного и того же вида.

В начале 1960-х годов Р. Е. организовала при кафедре ботаники УГПИ Лабораторию биологии семенного размножения, где аспиранты под ее руководством вели исследования по экологии цветения и опыления, семенной продуктивности, ритмам плодоношения и гетерокарпии. Широта научного кругозора, острота мышления и аналитический склад ума позволили Р. Е. успешно развивать все эти направления. Ей принадлежит заслуга в упорядочении терминологии, относящейся к показателям семенной продуктивности и выделению фаз созревания и рассеивания плодов и семян. Р. Е. разработала программу и методику трудоемких исследований по семенной продуктивности и ритмам плодоношения травянистых многолетников (1963, 1965). Особый интерес Р. Е. в этот период вызвала проблема гетерокарпии, и это направление становится одним из ведущих в лаборатории. Явление гетерокарпии изучается в морфологическом, экологическом и физиологическом аспектах (1967б, 1980).

Экспериментальные полевые исследования и изучение обширной литературы привели Р. Е. к выводу о необходимости изучения биологии и экологии семенного размножения как единого процесса, который слагается из строго последовательных и взаимообусловленных этапов. Р. Е. подчеркивает необходимость подготовки молодых квалифицированных ботаников из числа аспирантов, способных выполнять фундаментальные комплексные исследования такого рода. Координации работ в этой области ботаники способствовали организованные ею в Ульяновске две научные конференции (1963 и 1964 гг.) и 4 выпуска редактируемого

Р. Е. сборника «Вопросы биологии семенного размножения» (1965, 1968, 1974, 1981 гг.).

Итогом многолетних раздумий о путях и дифференциации проблемы биологии семенного размножения явилась монография Розы Ефимовны Левиной «Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы» (1981). Книга отличается насыщенностью идеями и краткостью изложения. Р. Е. впервые ввела в широкий научный обиход само понятие «репродуктивная биология», четко обозначив его необходимость и неравнозначность привычному «биология семенного размножения». В ее понимании репродуктивная биология вида охватывает биологию и экологию размножения, включая возобновление популяции. Это — новый этап как признание необходимости синтеза знаний о репродуктивном цикле, имеющих выход в решение широких проблем экологии, фитоценологии, биогеографии, ресурсоведения и охраны растений. Как показал 25-летний период после выхода книги, эти идеи благотворно повлияли на программно-методическую постановку исследований отечественных ботаников в области репродуктивной биологии семенных растений, о чем можно судить по частоте ее цитирования.

Р. Е. всегда интересовали общие теоретические вопросы ботаники. Для нее было характерно критическое отношение к устоявшимся, как будто аксиоматическим, понятиям, трактовкам, концепциям. Таковы ее оригинальные работы об эволюции форм размножения и циклов развития растений, об эволюционных предпосылках апомиксиса, о проблеме соотношения морфогенеза и филогенеза и их относительной независимости в процессе эволюции, о дифференциации пола у растений. Поэтому Р. Е. не случайно стала инициатором и главным организатором I Всесоюзной школы по теоретической морфологии растений, состоявшейся в Ульяновске летом 1977 г.

Активная жизненная позиция, неравнодушное отношение к делу, незаурядные организаторские способности определили и другие аспекты плодотворной научно-организаторской деятельности Р. Е. Таковыми были ее участие в организации Всесоюзных рабочих совещаний по карпологии (III совещание состоялось в Ульяновске в 1985 г.), проведение нескольких координационных совещаний по вопросам биологии семенного размножения. Она была учредителем и бессменным председателем Ульяновского отделения ВБО (1970—1987 гг.). Очень активной была работа Р. Е. в качестве члена научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», а также как члена Совета ВБО.

За 44 года самоотверженного труда в УГПИ в полной мере раскрылся блестящий талант Р. Е. как педагога, лектора, воспитателя, наставника и учителя молодежи. Ее основной и любимый курс — систематика растений. Методическими пособиями Р. Е. до сих пор пользуются в педагогических вузах страны. Особо следует назвать «Очерки по систематике растений» (1971), где концентрированно освещены важнейшие теоретические вопросы, дискуссионные проблемы и отчетливо выражено отношение автора ко многим идеям и теориям. По инициативе Р. Е. для чтения спецкурсов приглашались ведущие ботаники страны: Ф. Х. Бахтеев, С. С. Хохлов, С. В. Мейен и др.

В последние годы Р. Е. по-прежнему отдавала кафедре и институту много сил и времени. Р. Е. живо откликнулась на предложение подготовить лекционный курс общей экологии. Это труднейший курс, разработанный в последние годы ею заново. Параллельно с этим Р. Е. подготовила и прочитала серию лекций по экологии в институтах усовершенствования учителей Ульяновска и Саратова.

Очень показательно отношение Р. Е. к ученикам — требовательное и доверительное. Она помогла поверить в свои силы, способствовала росту самоуважения, настойчиво прививала им интерес к теоретическим проблемам биологии. Этому способствовали систематические научные семинары — «карпологические среды». С Р. Е. было легко и увлекательно спорить. Она умела делать это азартно, но вместе с тем корректно, поднимая оппонента в споре, а не подавляя его. Она радовалась малейшим удачам своих учеников и всегда была открыта для общения с ними.

Ценность научного наследия Р. Е. Левиной определяется не объемом и количеством работ. Ее перу принадлежат 7 монографий и около 130 статей. К этому наследию нельзя подходить с обычными мерками и оценками. В работах Розы Ефимовны читатель найдет много глубоких мыслей, ярких идей, нестандартные подходы и решения, точные формулировки. Для них характерен строгий отбор фактов, логичный анализ, критика устоявшихся воззрений. Почти все работы опубликованы в академических и других центральных изданиях. Монографии, едва успев выйти, становились библиографической редкостью. Ценность научного наследия Розы Ефимовны в том, что ее работы имели концептуальный или программный характер и определяли перспективы исследований в области репродуктивной биологии на много лет вперед.

Благодарности

Большую помощь консультациями в процессе подготовки статьи оказали мне коллеги по кафедре ботаники УлГПУ — С. Н. Опарина и Н. С. Раков. А. Н. Верник, доцент кафедры информатики и племянник Р. Е. Левиной, помог уточнению ряда моментов из ее биографии. Всем выражаю глубокую признательность за помощь и память о Розе Ефимовне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Войтенко В. Ф., Старшова Е. П. Роза Ефимовна Левина (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1682—1686.

Данилова М. Ф., Лодкина М. М., Кирпичников М. Э. и др. Роза Ефимовна Левина (1908—1987) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 149—154.

Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян. М., 1957. 365 с.

Левина Р. Е. Типы плодов и их классификация. Ульяновск, 1959. 23 с.

Левина Р. Е. О классификации и номенклатуре плодов // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 4. С. 488—496.

Левина Р. Е. К изучению ритма плодоношения травянистых многолетников // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 10. С. 1512—1520.

Левина Р. Е. О ритме плодоношения травянистых многолетников (на примере *Trifolium montanum* L. и *Trifolium alpestre* L.) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 7. С. 917—932.

Левина Р. Е. Плоды. Морфология, экология, практическое значение. Саратов, 1967а. 215 с.

Левина Р. Е. Аспекты изучения гетерокарпии // Бот. журн. 1967б. Т. 52. № 1. С. 3—12.

Левина Р. Е. Очерки по систематике растений. Ульяновск, 1971. 192 с.

Левина Р. Е. Новый аспект в трактовке гетерокарпии // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. Вып. 5. С. 680—684.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 158 с.

Старшова Н. П. Вклад Р. Е. Левиной в разработку проблемы репродуктивной биологиия семенных растений (к 80-летию со дня рождения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 113—117.

Старшова Н. П. Роза Ефимовна Левина (к 90-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 4. С. 133—137.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57):58

© Г. Л. Кудряшова

ПАМЯТИ ТАМАРЫ НИКИТИЧНЫ ПОПОВОЙ (1940—2007)

G. L. KUDRJASCHOVA. IN MEMORIAM: TAMARA NIKITICHNA POPOVA (1940—2007)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.12.2007

25 июля 2007 г. ушла из жизни Тамара Никитична Попова, старший научный сотрудник отдела Гербария Ботанического института, куратор кавказского сектора, выдающийся систематик высших растений и знаток флоры Кавказа, широко образованный ученый-ботаник, настоящий подвижник науки.

Т. Н. Попова родилась 30 декабря 1940 г. в г. Нальчике, где она закончила школу (с золотой медалью) и затем Кабардино-Балкарский государственный университет (КБГУ), получив диплом с отличием. Т. Н. была очень одаренным от природы человеком. В школе училась легко, ей все было интересно, она успешно овладевала знаниями, прекрасно знала литературу, сама до конца жизни писала стихи. В старших классах особенно увлекалась химией, поэтому поступила на химико-биологическое отделение КБГУ. Однако в университете она с большим интересом стала заниматься ботаникой. Здесь следует отметить, что Т. Н. выросла в одном из наиболее красивых мест Центрального Кавказа, она с детских лет восхищалась природой родного края, и увлечение ботаникой стало конкретным выражением ее любви к природе Кавказа. Большую роль в этом увлечении сыграли, конечно, и замечательные преподаватели ботаники: А. Н. Ёжкина, П. Д. Ярошенко и особенно А. И. Галушко. Важно было и знакомство с удивительным человеком, влюбленным в природу Кавказа, неутомимым и страстным исследователем флоры Кабардино-Балкарии, Ю. И. Косом, благодаря энтузиазму которого был основан первый ботанический сад в окрестностях г. Нальчика. В университете Т. Н. стала участвовать в работе научного студенческого общества и кафедры ботаники. Уже на втором курсе она работала в экспедиции по изучению сенокосов и пастбищ Джинальского хребта, где сразу же проявились ее незаурядные способности в изучении флоры и определении растений. В 1961 г. в сборнике студенческих работ КБГУ (г. Нальчик) опубликована ее первая научная статья (в соавт. с Л. С. Старшиковой): «Основные представители сорного разнотравья Малого Джинала Зольских пастбищ Кабардино-Балкарии». Дальнейшее становление Т. Н. как ботаника происходило под руководством А. И. Галушко, в то время заведующего кафедрой ботаники КБГУ, организатора экспедиций в Адыгею, Армению, Аджарию и другие районы. Участвуя в этих экспедициях, Т. Н. знакомилась с природой Кавказа и особенно с флорой этих районов. Одновременно она начала уже профессиональное монографическое изучение представителей рода *Pedicularis* (мытники). По видам

Тамара Никитична Попова. 2006 г.

Фото И. В. Татанова.

мытников Кабардино-Балкарии была выполнена и успешно защищена дипломная работа. После окончания университета Т. Н. была принята в аспирантуру КБГУ на кафедру ботаники, где ее руководителем был А. И. Галушко. Исследование мытников, начатое в студенческие годы, стало темой ее кандидатской диссертации: «Род *Pedicularis* L. во флоре Кавказа — мытники Кавказа», которая была выполнена за три аспирантских года, хотя в это время Т. Н. имела и другие обязанности на кафедре ботаники: проводила полевую практику и занятия со студентами, собирала и определяла гербарий во время экспедиционных поездок. Т. Н. сделала замечательную работу по мытникам Кавказа, главная ценность которой — в представленном фактическом материале, который был критически исследован и прекрасно изложен как с научной, так и с литературной точки зрения. Работа состоит из 7 глав, каждая из которых содержит исчерпывающую информацию по соответствующему разделу, начиная с истории изучения мытников Кавказа. Главное внимание было уделено таксономической обработке кавказских мытников на основании сравнительно-морфологического и эколого-географического анализа видов. В результате было описано 3 новых вида и один гибрид, 2 вида восстановлены из синонимов, один впервые найден на Кавказе, установлен видовой состав мытников Кавказа (22), представлена система рода с уточнениями и изменениями (описаны ряды), проанализированы флорогенетические связи изученных видов. Для начинающего систематика это был большой успех. Систематическая обработка мытников Кавказа Т. Н. Поповой не потеряла значения для ботаников и поныне.

Особо следует остановиться на разделе работы, посвященном паразитизму кавказских мытников. Как настоящий биолог, изучавший растения в природе, Т. Н. проделала очень трудоемкую работу, сделав раскопки вокруг различных видов мытников, чтобы установить растения-хозяева, на которых они паразитировали, и выявить механизм паразитирования. Удалось обнаружить присоски (гаустории), с помощью которых мытники извлекали воду с растворенными в ней веществами из корней хозяев. В результате для 6 видов мытников были установлены растения-хозяева. Необходимо отметить, что до исследований Т. Н. Поповой о паразитизме кавказских мытников ничего не было известно.

Обработку гербарного материала и работу с литературой Т. Н. проводила в Ленинграде, в Гербарии Ботанического института, где в то время работали классики ботанической науки, многие из них — авторы «Флоры СССР», и царила творческая атмосфера, что, конечно же, повлияло на восприимчивую, увлекающуюся натуру Т. Н. В новой обстановке ей очень помогала Л. И. Иванина, с которой их связывали в дальнейшем общие научные интересы (по сем. Норичниковых, Пасленовых) и близкие дружеские отношения. Она успевала еще посещать в Ленинградском университете лекции А. И. Толмачева по систематике высших растений. Можно с уверенностью сказать, что это было счастливое время ее жизни, время высокого увлечения наукой, восхищения красотой, культурой, искусством прекрасного города. Здесь же в БИН диссертация была представлена к защите. Официальные оппоненты, ведущие систематики БИНа Ан. А. Федоров и В. Н. Васильев по достоинству оценили работу Т. Н. Были даны блестящие отзывы, защита 25-летней диссертантки прошла с большим успехом.

Сразу же после защиты диссертации Т. Н. была приглашена А. Л. Тахтаджяном, в то время заведующим отделом высших растений, для работы по подготовке к изданию очередных 6—8-го томов «Флоры Армении» (отв. редактор А. Л. Тахтаджян, 1973, 1980, 1987 гг.) и «Флоры Еревана» (ред. А. Л. Тахтаджян и Ан. А. Федоров, 1972 г.). В связи с тем что в то время не было возможности принять Т. Н. на работу в БИН АН СССР, А. Л. Тахтаджян оказал содействие в трудоустройстве Т. Н. в Институт ботаники АН Армянской ССР (Ереван), в отдел систематики и географии высших растений для выполнения предложенной работы. Как научный руководитель он всегда давал возможность молодым сотрудникам стать самостоятельными и инициативными, так что Т. Н. сразу же начала активно работать как систематик (автор 10 обработок родов и семейств во «Флоре Армении» и «Флоре Еревана»). Проявились у нее и способности редактора при подготовке этих изданий.

Во время работы в Институте ботаники Армении Т. Н. каждое лето вместе с сотрудниками института (дружба с которыми продолжалась до конца ее жизни) участвовала в экспедиционных поездках по республике с целью изучения флоры, узнала и полюбила эту удивительную горную страну. Она собрала большой гербарный материал, при этом ею были найдены редкие и ранее неизвестные во флоре Армении виды, в том числе были описаны и новые для науки, например *Onosma tzvelevii* T.N. Pop. Новые виды описывали также и по сборам Т. Н. — *Psephellus popoviae* (Gabr.) Gabr.

В 1966 г. произошло очень важное событие и в личной жизни Т. Н.: она стала женой Ю. Л. Меницкого, который в это время начинал свой путь ботаника. Это был счастливый союз двух талантливых людей, увлеченных ботанической наукой, ставших «подвижниками прекрасной страны по имени Кавказ». Т. Н. и Ю. Л. ежегодно посещали различные районы Кавказа, везде собирали гербарий (в общей сложности более 50 тыс. гербарных листов), большей частью обработанный ими и вовлеченный в научную работу (издано 30 эксикатных материалов). Т. Н. постоянно публиковала статьи по результатам обработок гербарных сборов.

Как систематик Т. Н. работала не только по флоре Кавказа: в 1970-е годы она выполнила таксономические обработки родов *Rhododendron* и *Vaccinium* для издававшейся тогда «Flora Europaea» (3-го тома, вышедшего в свет в 1972 г.) (на английском языке). В это же время А. Л. Тахтаджян привлекает Т. Н. к работе над

Красной книгой СССР. В коллектив составителей вошли ведущие ботаники страны. Это было одно из первых изданий такого рода, что обусловило большой интерес к нему не только в СССР, но и за рубежом. Красная книга должна была помочь ботаникам на научной основе разработать меры охраны редких растений. После 1970 г. коллектив БИН начал готовиться к проведению в Ленинграде XII Международного ботанического конгресса, и Т. Н. приняла в этом активное участие, а затем в июле 1975 г. — и в работе конгресса (секции «Систематическая и эволюционная ботаника», «Сосудистые растения», «Флористика и ботаническая география»), разработке маршрутов послеконгрессных экскурсий на Кавказ (в Армению) и в их проведении.

В 1977 г. Т. Н. была принята на работу в БИН младшим научным сотрудником и одновременно на нее возложили обязанности куратора кавказского сектора Гербария, которые она выполняла до конца своей жизни. Она по-прежнему много работает по флоре Кавказа, публикует статьи по систематике обработанных ею семейств для флоры Армении. Кроме того, участвует в подготовке к печати «Определителя высших растений МНР» (редактор В. И. Грубов): оформила рукописи по 10 семействам и таблицы изображений растений (80); подготовила рабочую рукопись и иллюстративный материал — фотографии и карты — 2-го издания «Красной книги СССР»; написала обзоры ряда семейств (Схизейные, Глейхениевые, Тамарисковые, Фукьериевые, Франкениевые) для многотомного труда «Жизнь растений» (редактор А. Л. Тахтаджян).

В 1983 г. началась подготовка к печати «Красной книги РСФСР. Растения». В качестве заместителя главного редактора академика А. Л. Тахтаджяна Т. Н. Попова проводит организационную работу и редактирование материалов (общее число видов около 500).

В то же время Т. Н. участвовала в подготовке издания каталога типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии БИНа (под редакцией В. И. Грубова); в кавказском секторе Гербария выполнена работа (совместно с В. В. Швановой и А. П. Долматовой) по подготовке к печати каталогов (с микрофишами) типов кавказского сектора Гербария БИН РАН и коллекции Маршалла Биберштейна.

Т. Н. участвовала в работе по четырем договорам о содружестве с Зоологическим институтом АН СССР, Ботаническим институтом Украинской АН, Кабардино-Балкарским высокогорным и Северо-Осетинским заповедниками; она также ученый секретарь секции охраны растительного мира Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (в 1977 г. принимала участие в заседаниях этой секции в Риге, в 1980 г. — в Душанбе, в 1981 г. — в Ужгороде, в 1985 г. — в Донецке), составляла ежегодные и за пятилетку отчеты о работе секции. Т. Н. делала обработки (некоторые роды сем. Норичниковых) для «Флоры Китая» (т. 16 и 18), подготавливаемой и публикуемой (на английском языке) под руководством сотрудников Миссурийского ботанического сада (США). Параллельно Т. Н. осуществляла научное руководство стажерами-исследователями Гербария БИН: А. П. Долматовой и В. В. Швановой, Минского ботанического сада: С. М. Кузьменковой, студенткой СПбГУ, выполнявшей дипломную работу в БИН, Н. А. Силантьевой.

При всем многообразии выполняемых работ Т. Н. оставалась по своим научным интересам систематиком-монографом. В 1981 г. она начала исследование рода *Onosma*. Был собран и изучен большой гербарный материал, в процессе чего было выделено 20 изотипов из общего сектора Гербария БИН, опубликованы статьи по кариосистематике и палиноморфологии ряда видов (в соавторстве с кариологами и палинологами), т. е. было начато монографическое исследование, которое по окончании должно было быть представлено как докторская диссертация. К сожалению, работа не была завершена.

В 1986 г. Т. Н. рекомендована аттестационной комиссией на должность старшего научного сотрудника, в 1991 г. эта рекомендация была выполнена, и в 2001 г. ей присвоено звание старшего научного сотрудника.

С 1991 г. началась работа по составлению коллективной сводки «Критический конспект флоры Кавказа» (главный редактор акад. А. Л. Тахтаджян). Для Т. Н. и Ю. Л. Меницкого эта работа становится главным делом их жизни, итогом многолетних экспедиций на Кавказ, таксономического и географического изучения многих групп растений, огромной литературы по Кавказу. К этому времени Т. Н. — высококвалифицированный специалист в области систематики высших растений и флоры Кавказа, в работе с ботаническими коллекциями, она и Ю. Л. Меницкий признаны ботаниками Кавказа выдающимися высокоэрудированными учеными. Т. Н. и Ю. Л., кроме того, имеют большой опыт редакторской работы, а Т. Н. — прекрасный организатор в любом деле. Они как нельзя лучше дополняли друг друга в работе над «Конспектом»: Ю. Л. разработал компьютерные программы, помимо того, им было сделано большинство таксономических обработок. К глубокому прискорбию, в 2001 г. Ю. Л. Меницкого не стало, и Т. Н. пришлось уже без него продолжать так успешно начатую ими работу. В 2003 г. вышел 1-й том, в 2006 г. — 2-й том «Конспекта», подготовлен для издания 3-й том (1-я часть). Одновременно Т. Н. проверила перевод на английский язык монографии Ю. Л. Меницкого «Дубы Азии» при подготовке ее к изданию в Индии, что было сделано благодаря Д. В. Гельтману в 2004 г.

Особо следует сказать о деятельности Т. Н. как куратора кавказского сектора Гербария. Она постоянно работала с коллекциями сектора: проводилась систематизация фондовых коллекций и профилактический осмотр. Пополнение коллекций происходило регулярно. Во время экспедиционных поездок на Кавказ Т. Н. ежегодно собирала не менее 500 листов гербария, который весь этикетирован и частично определен. К ней постоянно обращались за консультациями сотудники БИН, иногородних и иностранных ботанических учреждений, она рецензировала все статьи, таксономические и флористические, по Кавказу, ею дан ряд отзывов на кандидатские и докторские диссертации, в том числе и отзывы ведущего учреждения — БИН; неоднократно Т. Н. была официальным оппонентом кандидатских диссертаций (М. К. Дакиевой, Ю. А. Мякошиной и др.).

Выполняя такой огромный объем работ (перечислено не все!), Т. Н. оставалась приветливым, доброжелательным человеком, всегда готовым помочь, поддержать, дать совет, не только научный. Для сотрудников кавказского сектора, с которыми выполнялась основная работа, она была не только руководителем, но и другом. Из письма В. Е. Аветисян, коллеги из Института ботаники АН Армении: «До конца своих дней Т. Н. оставалась в тесной связи с ереванскими коллегами, способствуя разрешению любых вопросов из области систематики растений, радушно опекала командированных в С.-Петербург и всегда была желанным гостем во время поездок в Армению. В ее лице армянские ботаники потеряли широко открытого душой близкого друга».

В личной жизни Т. Н. была заботливой женой и другом Ю. Л. Меницкого, нежной и любящей матерью, а потом и бабушкой двоих внуков.

Не все из задуманного Т. Н. выполнено, но главное — сделано очень много, она автор более 120 научных публикаций.

Светлая и благодарная память о замечательном ученом и человеке Т. Н. Поповой навсегда останется в сердцах ее друзей и коллег.

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ Т. Н. ПОПОВОЙ[1]

1961. Основные представители сорного разнотравья Малого Джинала Зольских пастбищ Кабардино-Балкарии // Сб. студ. науч. раб. КБГУ. Нальчик. Вып. 2. (Совместно с Л. С. Старшиковой).

1962. К систематике секции *Anodon* Bge. рода *Pedicularis* L. // Уч. зап. КБГУ. Нальчик. Вып. 16. С. 44—51. (Совместно с А. И. Галушко).

К флоре мытников Кабардино-Балкарии: Тез. докл. I конф. по флоре, растительности и раститительным ресурсам Сев. Кавказа. Нальчик. С. 23—24.

1965. Использование кавказских мытников в декоративных целях: Тез. докл. конф. по вопр. озелен. ... Сев. Кавк. Нальчик. С. 45—47.

Новые кавказские виды подсекции *Comosae* Maxim. рода *Pedicularis* L. // Новости сист. высш. раст. М.; Л. Т. 2. С. 223—229.

О высокогорных мытниках Кавказа: Тез. докл. 3-го совещ. по вопр. изуч. и осв. флоры и растит. высокогорий. М.; Л. С. 33—34.

Род *Pedicularis* L. во флоре Кавказа — Мытники Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 21 с.

Род *Pedicularis* L. во флоре Кавказа — Мытники Кавказа: дисс. ... канд. биол. наук. Л. 244 с.

1966. Мытники Эльбруса и его ближайших окрестностей // Уч. зап. КБГУ. Нальчик. Вып. 28. С. 480—485.

О паразитизме кавказских мытников // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. М. № 2. С. 113—118.

1967. О высокогорных мытниках Кавказа // Раститительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Проблемы ботаники. Фрунзе. Т. 9. С. 189—197.

1970. *Pedicularis balkharica* E. Busch. // Список раст. Герб. Фл. СССР. Л. 1970. Т. 18. Вып. 100. № 4987. С. 51—52.

Pedicularis crassirostris Bunge. // Там же. № 4988. С. 52.

Pedicularis tatianae Bordz. // Там же. № 4989. С. 52—53.

Pedicularis subrostrata C. A. Mey. // Там же. № 4990. С. 53.

Флористические находки в Армении // Биол. журн. Армении. № 6. С. 102—104.

1972. Заметки о некоторых кавказских видах сем. *Caryophyllaceae* // Новости сист. высш. раст. Т. 9. С. 159—162.

Rhododendron L. (incl. *Azalea*) // Flora Europaea. Cambridge. Vol. 3. P. 8—9.

Vaccinium L. // Flora Europaea. Cambridge. Vol. 3. P. 12—13.

Asteraceae (*Compositae*) (Ключ для определения родов) // А. Л. Тахтаджян и Ан. А. Федоров. Флора Еревана. Л. С. 269—274.

Caryophyllaceae (Ключ для определения родов) // Там же. С. 70—72.

Anchusa L. — Воловик // Там же. С. 226.

Arenaria L. — Песчанка // Там же. С. 74—75.

Dianthus L. — Гвоздика // Там же. С. 81—82.

Heliotropium L. — Гелиотроп // Там же. С. 222.

Lathyrus L. — Чина // Там же. С. 169—170.

Minuartia L. — Минуарция // Там же. С. 74.

Myosotis L. — Незабудка // Там же. С. 228.

Nonea Medik. — Нонея // Там же. С. 226— 228.

Onosma L. — Оносма // Там же. С. 230—232.

Salvia L. — Шалфей // Там же. С. 260—261.

Scorzonera L. — Козелец // Там же. С. 311—312.

---

[1] Составлен В. В. Швановой.

Silene L. — Смолевка // Там же. С. 76—79.

Tamarix L. — Тамарикс, гребенщик // Там же. С. 132.

Taraxacum Wigg. — Одуванчик // Там же. С. 305—306.

Tragopogon L. — Козлобородник // Там же. С. 310—311.

Vicia L. — Вика // Там же. С. 168—169.

1974. Новый вид гелиотропа (*Heliotropium* L.) из Закавказья // Новости сист. высш. раст. Т. 11. С. 270—271.

1975. Красная книга (Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране) / Под ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. Л. 203 с. (Совместно с Э. Ц. Габриэлян, Р. В. Камелиным и др.).

1976. Кавказские представители рода *Myosotis* L. // Новости сист. высш. раст. Т. 13. С. 219—228.

1978. Семейство схизейные (*Schizaeaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 4. С. 183—189.

Семейство глейхениевые (*Gleicheniaceae*) // Там же. С. 199—202.

1979. Оносмы (*Onosma* L.) секции *Onosma* Крыма и Кавказа. 1 // Новости сист. высш. раст. Т. 15. С. 203—211.

1980. Критические заметки о кавказских марьянниках (*Melampyrum* L.) // Новости сист. высш. раст. Т. 17. С. 218—228.

Род *Heliotropium* L., Гелиотроп // Флора Армении. Ереван. Т. 7. С. 188—194.

Род *Onosma* L., Оносма // Там же. С. 205—215.

Род *Nonea* Medik., Нонея // Там же. С. 228—237.

Род *Myosotis* L., Незабудка // Там же. С. 238—250.

Род *Cynoglossum* L., Чернокорень // Там же. С. 271—273.

1981. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. 2-е изд., доп. / Под ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. Л. 264 с. (Совместно с Э. Ц. Габриэлян, Р. В. Камелиным и др.).

Семейство Франкениевые (*Frankeniaceae*) // Жизнь растений. М. Т. 5. Ч. 2. С. 75—77.

Семейство Тамарисковые (*Tamaricaceae*) // Там же. С. 77—79.

Семейство Фукьериевые (*Fouquieriaceae*) // Там же. С. 79—81.

1985. К кариосистематике рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. Т. 70. № 2. С. 199—205. (Совместно с Е. А. Земсковой).

1987. Род *Euphrasia* L., Очанка // Флора Армении. Ереван. Т. 8. С. 329—334.

Род *Melampyrum* L., Марьянник // Там же. С. 321—328.

Род *Pedicularis* L., Мытник // Там же. С. 338—348.

Род *Rhinanthus* L., Погремок // Там же. С. 348— 355.

Род *Veronica* L., Вероника // Там же. С. 221—257. (Совместно с Э. Ц. Габриэлян, М. А. Фишером).

1988. Биосистематическое изучение *Onosma simplicissima* L. и близких видов (*Boraginaceae*) // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII делегат. съезда ВБО. Алма-Ата. 1988. С. 27—28.

Володушка Ришави. *Bupleurum rischavii* Albov // Красная книга РСФСР. Растения / Под ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. М. Т. 2. С. 45—46.

Оносма многолистная. *Onosma polyphylla* Ledeb. // Там же. С. 94.

Хурма обыкновенная или кавказская. *Diospyros lotus* L. // Там же. 166—167.

Инжир обыкновенный. *Ficus carica* L. // Там же. 288—289.

Гранат (гранатник) обыкновенный. *Punica granatum* L. // Там же. С. 383.

Клекачка (стафилея) перистая. *Staphylea pinnata* L. // Там же. С. 425.

Заметка об *Onosma visianii* G. C. Clementi (*Boraginaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 25. С. 126—130.

Rindera tetraspis Pall. // Список раст. Герб. фл. СССР. Л. Т. 26. Вып. 131. № 6542. С. 17.

Symphytum grandiflorum DC. // Там же. № 6543. С. 17—18.

Trachystemon orientalis (L.) G. Don fil. // Там же. № 6544. С. 18.

Myosotis lithospermifolia (Willd.) Hornem. // Там же. № 6546. С. 19.

Onosma sericea Willd. // Там же. № 6547. С. 19—20.

1989. Карта растительности Кавказа // Кавказ. Атлас туриста. Тбилиси. С. 18—19. (Совместно с Т. И. Исаченко).

Новый вид рода *Onosma* L. (*Boraginaceae*) из Закавказья // Новости сист. высш. раст. Т. 26. С. 132—135.

Frankenia pulverulenta L. // Список раст. Герб. флоры СССР. Т. 27. Вып. 141. № 7025. С. 71.

Betonica macrantha C. Koch // Там же. Вып. 143. № 7140. С. 101.

Betonica orientalis L. // Там же. № 7141. С. 101.

Melampyrum elatius (Boiss.) Reut. ex Soo // Там же. № 7142. С. 102.

Rhynchocorys orientalis (L.) Benth. // Там же. № 7143. С. 143.

1990. Биосистематическое изучение видов группы Suffruticosae рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 835—840. (Совместно с Е. А. Земсковой).

Род *Amsinckia* (*Boraginaceae*) во флоре СССР // Там же. № 2. С. 276—278. (Совместно с З. А. Гуджинскасом, Е. А. Земсковой).

1991. Палиноморфологическое исследование рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. Т. 76. № 9. С. 1279—1291. (Совместно с Е. А. Земсковой).

1993. *Odontites verna* (Bell.) Dum. subsp. *serotina* Corbiere // Список Герб. фл. России и сопред. гос. Т. 28. Вып. 148. № 7390. С. 94.

1995. О лектотипификации *Lycopsis echioides* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. Т. 80. № 9. С. 96—98.

Палиноморфологическое изучение некоторых видов семейства *Boraginaceae* (подсемейство *Boraginoideae*) // Там же. № 10. С. 1—13. (Совместно с Е. А. Земсковой).

Alphabetical index to Marschall von Bieberstein Herbarium kept in Komarov Botanical Institute, St. Petersburg // NY: L. H. Bailey Hortorium, Cornell University. (With V. Byalt, V. Schvanova, L. Zolkina).

Catalogue of type specimens of caucasian section of the Herbarium Komarov Botanical Institute, St. Petersburg // NY: L. H. Bailey Hortorium, Cornell University. (With V. Byalt, V. Schvanova, L. Zolkina).

1996. Конспект видов рода *Taraxacum* (*Asteraceae*) Кавказа // Бот. журн. Т. 81. № 8. С. 83—95. (Совместно с Ю. Л. Меницким).

1997. New series in *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) // Novon. Vol. 7. N 4. P. 373—375. (With L. I. Ivanina).

1998. Конспект видов рода *Scrophularia* (*Scrophulariaceae*) Кавказа // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 95—106. (Совместно с Ю. Л. Меницким).

Система подрода *Verticillatae* рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) флоры России и прилежащих территорий // Там же. № 10. С. 92—100. (Совместно с Л. И. Иваниной).

1999. К таксономии луков *Allium albidum* и *A. flavescens* (*Alliaceae*) // Бот. журн. Т. 84. № 11. С. 113—116. (Совместно с Г. Л. Кудряшовой).

Типовые образцы кавказских видов рода *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE) // Там же. № 8. С. 69—72. (Совместно с Н. А. Силантьевой).

2000. Обзор семейства *Solanaceae* во флоре Кавказа // Бот. журн. Т. 85. № 6. С. 138—152. (В соавт. с Л. И. Иваниной).

Сем. *Asteraceae* Dumort. (*Cancrinia*, *Carpesium*, *Cnicus*, *Conyza*, *Cremanthodium*, *Doronicum*) // Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии БИН РАН (LE) / Под ред. В. И. Грубова. Изд-во С.-Петерб. ун-та. СПб. С. 36—40.

Сем. *Boraginaceae* Juss. // Там же. С. 62—66.

Сем. *Salicaceae* Mirb. // Там же. С. 211—212.

Сем. *Scrophulariaceae* Juss. // Там же. С. 215—223.

Сем. *Solanaceae* Juss. // Там же. С. 223— 225.

Сем. *Tamaricaceae* Link // Там же. С. 225—226.

2001. О подготовке «Конспекта флоры Кавказа» // Проблемы биологического разнообразия Северного Кавказа: Тез. докл. Региональной научн. конф. Нальчик. С. 3—4. (Совместно с Ю. Л. Меницким).

Одуванчики (*Taraxacum* Wigg., *Asteraceae*) Кабардино-Балкарии // Там же. С. 12—13.

Обзор кавказских видов *Rhynchocorys* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. Т. 86. № 10. С. 89—91.

2003. Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. СПб. Т. 1 (ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова). 205 с. (Разделы: Введение, Краткий очерк истории изучения флоры, Основные ботанические коллекции, Литературные источники по флоре Кавказа (совместно с В. В. Швановой), сем. *Selaginellaceae*).

О находке *Scrophularia lateriflora* (*Scrophulariaceae*) на Западном Кавказе // Бот. журн. Т. 88. № 7. С. 125—127. (Совместно с С. В. Бондаренко).

Типовые образцы таксонов семейств *Scrophulariaceae*, *Aceraceae*, *Melanthiaceae* и *Trilliaceae* флоры Японии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) // Новости сист. высш. раст. СПб. Т. 35. С. 234—239.

2004. Сем. *Aceraceae* Juss. // Каталог типовых образцов сосудистых растений Восточной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Япония и Корея. Ч. 1 / Под ред. В. И. Грубова. М.; СПб. С. 20—22.

Сем. *Melanthiaceae* Batsch. // Там же. С. 117—119.

Сем. *Scrophulariaceae* Juss. // Там же. С. 163—168.

Сем. *Smilacaceae* Vent. // Там же. С. 168.

Сем. *Trilliaceae* Lindl. // Там же. С. 171—172.

2005. «Конспект флоры Кавказа» — современный этап проекта // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы: Тез. докл. Междунар. конф. М.; СПб. С. 68—69.

«Конспект флоры Кавказа» — как основа флористических исследований // Горные экосистемы и их компоненты. Тр. Междунар. конф. Нальчик. Т. 2. С. 64.

Таксономия и палинология подрода *Sceptrum* рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) флоры России и сопредельных государств // Бот. журн. Т. 90. № 2. С. 257—264. (Совместно с В. Н. Косенко и Л. И. Иваниной).

2006. Конспект флоры Кавказа: в 3 томах / Отв. ред. акад. А. Л. Тахтаджян. Том 2 / Ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова. СПб. 467 с. (Разделы: Предисловие, Введение, сем. *Dioscoreaceae*, сем. *Pontederiaceae*, сем. *Commelinaceae*).

2007. К 90-летнему юбилею Людмилы Ивановны Иваниной // Бот. журн. Т. 92. № 11. С. 1769—1776.

ХРОНИКА

УДК 561

© Н. И. Стрельникова,[1] Г. К. Хурсевич[2]

К ИСТОРИИ ШКОЛ ДИАТОМОЛОГОВ РОССИИ

N. I. STRELNIKOVA, G. K. KHURSEVICH. ON THE HISTORY OF DIATOM SCHOOLS IN RUSSIA

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
[2] Институт геологии, геохимии и геофизики НАН Беларуси
220141 Минск, ул. Купревича, 7

Поступила 06.12.2007

Изложена краткая история организации и проведения 10 Школ диатомологов за период с 1947 по 2007 г.

Ключевые слова: история науки, диатомовые Школы.

Предыстория диатомовых Школ началась в 1947 г., когда В. С. Шешукова-Порецкая по курсу «История диатомовой флоры» со студентами И. А. Купцовой и Т. Е. Ладышкиной стала проводить учебные семинары (рис. 1). С 1961 г. семинары перерастают рамки учебного процесса и превращаются в «Диатомовые семинары» кафедры низших растений (в настоящее время кафедра ботаники СПбГУ), в работе которых участвуют специалисты производственных и научных учреждений. 1960—1970-е годы — «золотой век геологии», в это время диатомовый анализ оказался востребованным при проведении геолого-съемочных и поисковых работ, и только в г. Ленинграде в разных геологических учреждениях работали более 15 диатомологов — выпускников кафедры и учеников В. С. Шешуковой-Порецкой (рис. 2). «Диатомовый семинар» объединял не только диатомологов Ленинграда, но и давал возможность ознакомить со своими работами коллег из разных уголков Советского Союза и различных учреждений. В работе семинара участвовали и зарубежные диатомологи (Болгария, Венгрия, Франция, Германия, Япония, Великобритания и др.). Развитие и совершенствование метода диатомового анализа потребовало унификации методик обработки образцов и представления результатов. В 1978 г. по инициативе Н. Н. Давыдовой (Институт озероведения АН СССР) и Н. И. Стрельниковой (кафедра ботаники СПбГУ) проходит Первое Всесоюзное координационно-методическое совещание по согласованию методик обработки образцов и представления материалов по результатам диатомового анализа. В работе приняли участие 35 диатомологов из 28 учреждений, 12 городов. В резолюции была принята рекомендация «организовать регулярные диатомовые Школы» (Макарова, 1983).

Первая Всесоюзная Школа диатомологов состоялась 15—19 марта 1982 г. под эгидой Альгологической секции Всесоюзного Ботанического общества (И. В. Макарова) и Биологического института Ленинградского государственного университета (Н. И. Стрельникова) (рис. 3). (Все последующие Школы проводились

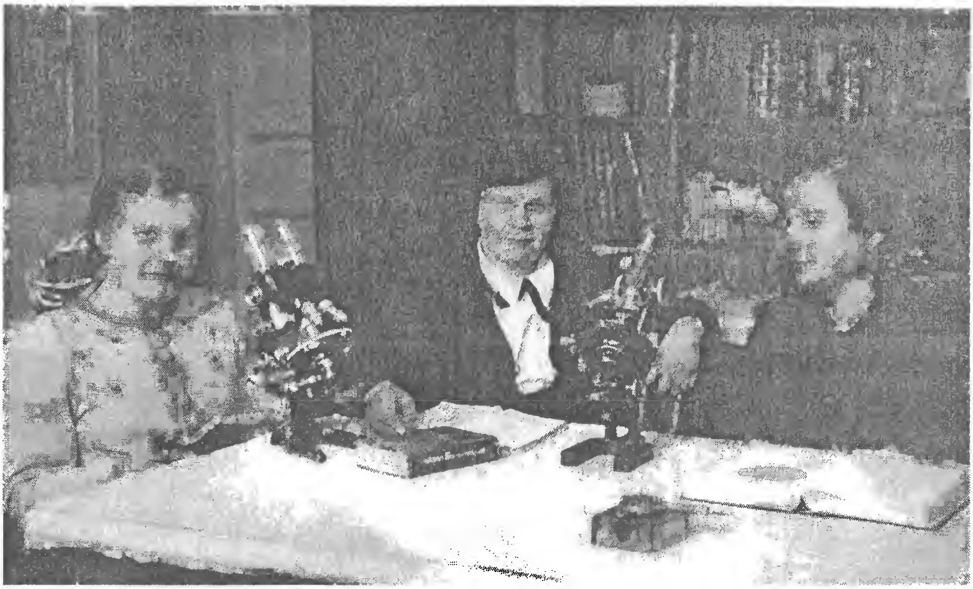


Рис. 1. Учебный семинар по курсу «История диатомовой флоры».
В. С. Шешукова-Порецкая (в центре), слева — студентка Т. Е. Ладышкина, справа — И. А. Купцова (1947 г.).

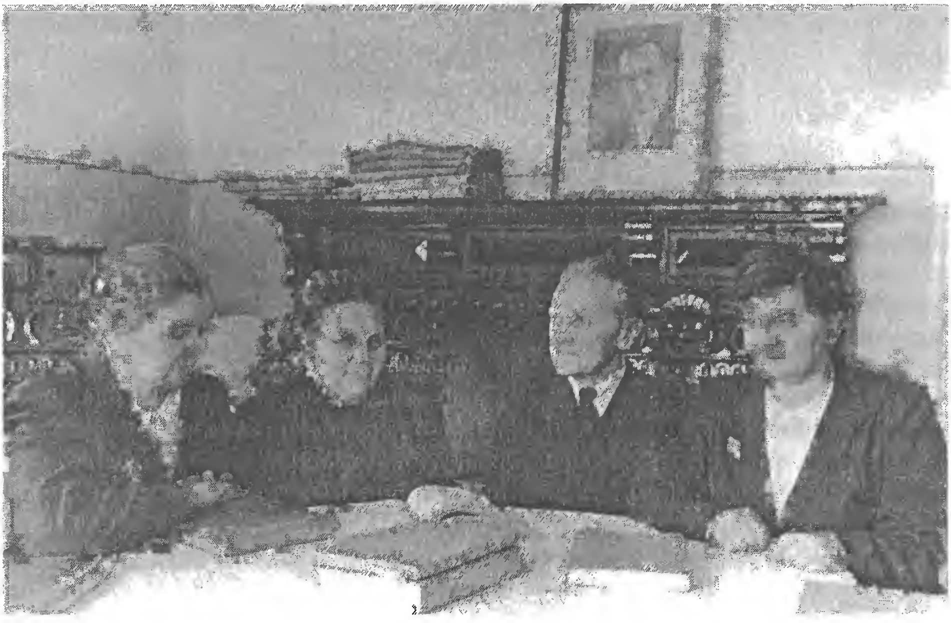


Рис. 2. Авторы «Диатомового анализа».
Слева направо: М. М. Забелина, А. И. Прошкина-Лавренко, И. А. Киселев, В. С. Шешукова-Порецкая (1951 г.).

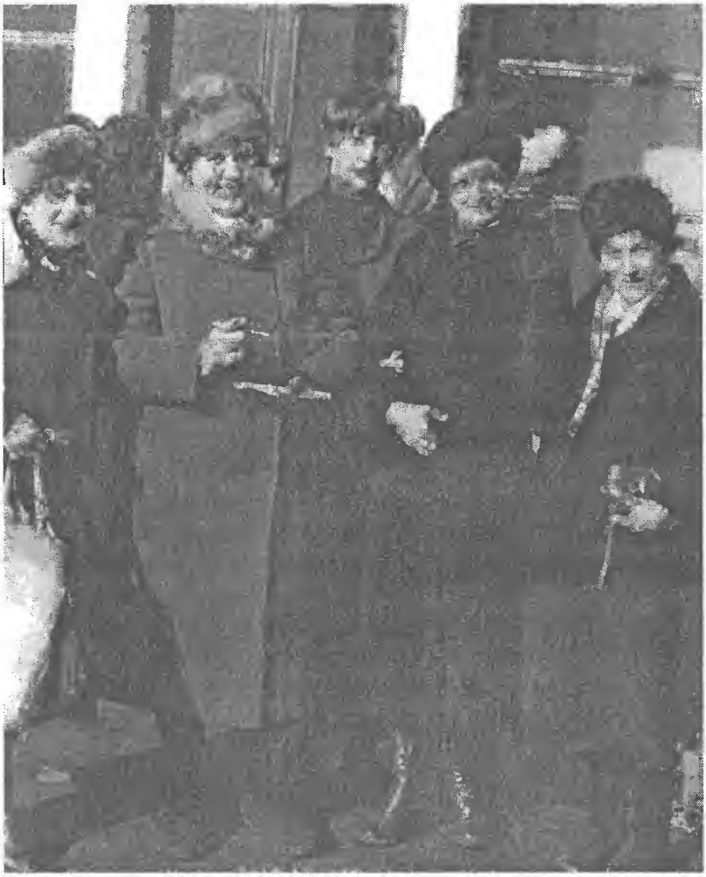


Рис. 3. Оргкомитет Первой диатомовой Школы.

Слева направо: Н. Н. Давыдова, И. В. Макарова, Т. К. Жаковщикова (секретарь), А. И. Моисеева, Н. И. Стрельникова (1982 г.).

под эгидой Альгологической секции Ботанического общества). Школа проходила в пос. Репино под Ленинградом на базе дома отдыха им. М. Горького. Тематика Школы была широкой: «Диатомовые водоросли, история их развития и проблемы антропогенного воздействия на современные водоросли». В работе участвовали 70 диатомологов из 42 учреждений 20 городов. Было заслушано 54 доклада по секциям: «Морфология и систематика диатомовых водорослей», «История развития диатомовой флоры», «Экология и география диатомей» и «Проблема антропогенного воздействия на современные водоемы». Но основной проблемой являлась терминология морфологических признаков, изученных в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ). Поэтому и в резолюцию Школы был внесен пункт о создании «рабочей группы для упорядочения терминологии, выработки и унификации терминов по морфологии панциря диатомовых водорослей в связи с новыми данными, полученными при изучении структуры диатомей как в нашей стране, так и за рубежом». Тематика следующей Школы была определена как «Морфология и таксономия диатомовых водорослей».

Между Первой и Второй Школами были проведены два рабочих семинара: 16—22 мая 1983 г. в Новосибирске на тему «Пресноводные и морские четвертичные диатомовые водоросли» (организатор Н. А. Скабичевская, Институт геологии и геофизики СО АН СССР). На этом семинаре выступил А. П. Скабичевский с лекцией о подходе к изучению видов диатомей на популяционном уровне. И это была последняя встреча Скабичевского с диатомологами.

В 1984 г. в Борке на базе Института биологии внутренних вод С. И. Генкал провел рабочий семинар «Применение методов электронной микроскопии при изучении морфологии панциря диатомовых водорослей», в работе которого участвовали 20 специалистов из 12 учреждений и 8 городов (Макарова, 1985).

Вторая Школа была организована Г. К. Хурсевич и Л. П. Логиновой 5—9 августа 1985 г. в Минске на базе Института геологии и геохимии Академии наук Белорусской ССР (рис. 4, 5). Тематика Школы — «Морфология и таксономия диатомовых водорослей и их роль в биостратиграфии». Участвовали 70 диатомологов из 40 учреждений, 22 городов. Открывал Школу академик Гаврила Иванович Горецкий. Он хорошо знал и работал с диатомологами первого поколения: А. П. Жузе, К. К. Марковым, В. С. Порецким и В. С. Шешуковой-Порецкой. В Минске Г. И. Горецкий организовал белорусскую школу палеонтологов, в том числе и диатомовый анализ. Его аспирантами-диатомологами были Г. К. Хурсевич и Л. П. Логинова. Более того, именно Г. И. Горецкий создал современную материальную базу для изучения диатомей. Его усилиями институт приобрел японский сканирующий микроскоп. Это обеспечило совершенно иной уровень работ белорусских диатомологов. Стены большого актового зала Института геологии и геохимии во время Школы были увешаны изображениями *Cyclotella* и *Stephanodiscus*. А термины «rimoportula и fultoportula» звучали наиболее часто. Тематика «морфология», конечно, была важной еще и потому, что возобновилась работа над выпусками «Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные» (1-й выпуск II тома вышел в 1988 г.).

В 1986 г. В. С. Пушкарь провел во Владивостоке научно-практическую конференцию «Проблема биостратиграфической и палеогеографической значимости диатомовых водорослей».

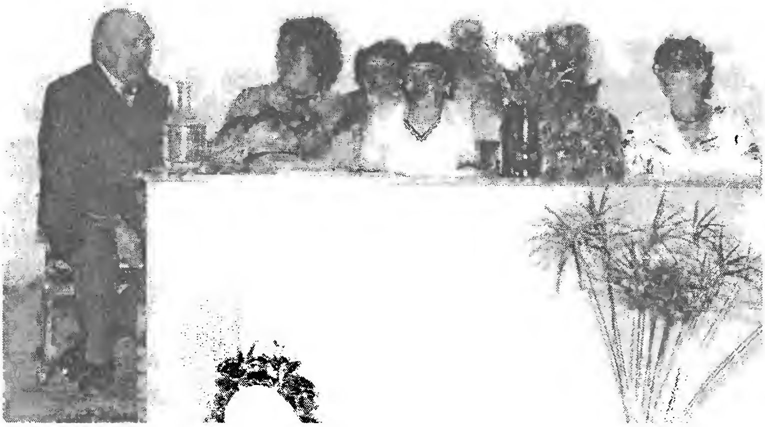


Рис. 4. Президиум Второй диатомовой Школы.

Слева направо: Г. И. Горецкий, И. В. Макарова, Л. П. Логинова, Н. И. Караева, Н. Н. Давыдова (1985 г.).

Рис. 5. Участники Второй диатомовой Школы у здания Института геологии и геохимии. Минск, 1985 г.

Третью Школу на тему «Экология, биогеография и морфология диатомовых водорослей» организовал в 1987 г. Н. Е. Гусляков (Одесский государственный университет) на базе спортивно-оздоровительного лагеря в пригороде Одессы «Черноморка». В программу Школы было включено 67 докладов по 3 секциям: «Морфология центрических и пеннатных дтатомей» (12 докладов), «Экология и география современных и ископаемых диатомей» (54 доклада) и «Ревизия родового состава и надродовых таксонов диатомей». По последней теме И. В. Макарова сделала обзор основанных на данных СЭМ многочисленных таксономических преобразований, что привело к пересмотру классификации диатомей. В резолюции даны рекомендации развивать работы по функциональной морфологии и морфогенезу, исследования по биологии, физиологии и биохимии диатомей, а во флористических работах шире использовать методы сравнительной флористики с применением методов математической статистики и компьютерных программ. В работе участвовали 65 специалистов из 18 учреждений, 17 городов (Макарова, Гусляков, 1990).

Между **Третьей** и **Четвертой** Школами в 1988 г. Г. Ц. Лак организовал в Петрозаводске рабочее совещание по теме «Биостратиграфия четвертичных отложений и палеогеография плейстоцена и голоцена», обсуждалась проблема соединения Онежского, Ладожского озер и Балтийского моря.

Четвертая Школа прошла в 1991 г. в Севастополе на базе Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского и была посвящена 100-летию со дня рождения А. И. Прошкиной-Лавренко. Организаторы — В. А. Силкина и Л. И. Рябушко. Тема школы — «Вид и внутривидовая систематика у диатомовых водорослей». В работе участвовали 42 специалиста из 21 учреждения, 13 городов (Макарова, Рябушко, 1991). Доклады распределялись по темам «Монотипический и политипический вид и его критерии», «Географическая и экологическая изменчивость и видообразование» и «Вид и его эволюция». С интересными докладами по культурам и размножению диатомей выступили А. М. Рощина и В. А. Чепурнова. В дискуссии А. М. Рощин показал несостоятельность некоторых критериев политипического вида в свете исследования лабораторных культур.

Пятая Школа была организована Е. В. Лихошвай на базе Лимнологического института в 1993 г., г. Иркутск. Тема «Диатомовые водоросли-индикаторы изменений окружающей среды и климата» собрала 28 человек из 5 городов. В работе школы приняли участие иностранные специалисты из Англии, Ирландии и Бельгии. Были опубликованы тезисы на русском и английском языках. Публикация тезисов стала традиционной для работы Школ с этого времени. Доклады распределялись по темам: «Диатомовые водоросли Байкала», «Стратиграфия и палеоэкология», «Состояние водных экосистем и состав диатомовых водорослей». Среди перечисленных тем докладов необходимо отметить доклад Т. А. Щербаковой по геносистематике диатомовых водорослей и Е. В. Лихошвай о применении кластерного анализа для выявления филогенетических связей видов на основе морфологических признаков (Лихошвай, Макарова, Стрельникова, 1994).

Шестая Школа прошла в 1995 г. в пригороде Минска на базе биологической станции Белорусского государственного педагогического университета. Организаторы — А. А. Свирид (Белорусский государственный педагогический университет) и Б. П. Власов (Белорусский государственный университет). Тема Школы — «Экология и география диатомовых водорослей». Участвовали 22 специалиста из 13 учреждений и 9 городов (Макарова, Стрельникова, Власов, Хурсевич, 1996). Кризис науки сказался на количестве участников. Заслушано 24 доклада по темам: «Экология диатомовых водорослей», «География диатомовых водорослей». Особо надо отметить доклад С. С. Бариновой «Системная модель для определения степеней риска водных экосистем» по мало разработанной в отечественной диатомологии проблеме системного моделирования.

Седьмая Школа диатомологов стран СНГ (впервые стала именоваться как «Школа стран СНГ») прошла 7—10 сентября 1999 г. в Борке на базе Института биологии внутренних вод (организаторы С. И. Генкал, Л. Г. Корнева, В. Г. Девяткин) и была посвящена 100-летию со дня рождения В. С. Шешуковой-Порецкой. Тема Школы — «Изученность диатомовых водорослей и перспективы развития диатомологии в России и странах СНГ». Наступил кризис науки. В работе Школы участвовали 25 специалистов из 10 учреждений, 9 городов (Макарова, Стрельникова, Генкал, Корнева, 2001). Тем не менее было заслушано 14 докладов по темам: «Изученность диатомовых водорослей в России и странах СНГ», «Эволюция и филогения диатомовых водорослей», «Флора и морфология диатомовых водорослей» и «Экология диатомовых водорослей». В резолюции Школы отражено беспокойство по поводу сохранности научных коллекций диатомовых водорослей. Участники ее обратились к руководителям институтов с просьбой предоставить возможность для сохранения коллекции, а к сотрудникам — с убедительной просьбой привести в порядок коллекции и подготовить их для хранения. Рекомендовано составить

Рис. 6. Участники Восьмой Школы. Борок, 2002 г.

базу данных о коллекциях и опубликовать эти данные. Это была последняя Школа с участием бессменного руководителя Школ И. В. Макаровой.

Восьмая Школа диатомологов России и стран СНГ состоялась в 2002 г., в Борке, на базе Института биологии внутренних вод (организаторы С. И. Генкал, Л. Г. Корнева) (рис. 6). Тема Школы — «Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей». В работе участвовали 37 специалистов из 5 стран, преимущественно России (33 участника из 19 учреждений, 17 городов), и по одному участнику из Украины, Казахстана, Туркмении и Израиля (Генкал, Гогорев, Корнева, Стрельникова, 2004). Тематика была разбита на секции «Морфология и систематика», «Экология, география, флора», «Ископаемые водоросли». Вне тематики оказался доклад Н. И. Стрельниковой по истории диатомологии России и СССР, который вызвал большой интерес участников Школы.

Девятая Школа диатомологов России и стран СНГ прошла в Борке в 2005 г. на базе Института биологии внутренних вод (организаторы С. И. Генкал, Л. Г. Корнева, В. Г. Девяткин). Школа объединила 65 специалистов из 6 стран (Белоруссия, Украина, Казахстан, Венгрия, Чехия, Россия). Отрадным было участие молодых специалистов — возрастной диапазон участников от 17 до 75 лет. Школа была посвящена 100-летию со дня рождения А. П. Жузе и 150-летию со дня рождения К. С. Мережковского (Стрельникова, Генкал, Гогорев, 2006). Тема Школы — «Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей». Доклады распределялись по темам: «Морфология и систематика», «Экология, география, флористика». Отрадным стало возрождение раздела «Биостратиграфия».

Десятая, юбилейная, Школа состоялась в Минске 9—14 сентября 2007 г., и с этого года Школы получили статус «Международной научной конференции диато-

Минск 2007
X Международная научная конференция диатомологов стран СНГ

Рис. 7. Участники Десятой Школы (Международной научной конференции диатомологов стран СНГ). Минск, 2007 г.

мологов» (рис. 7). Организаторы — А. А. Свирид (Белорусский государственный педагогический университет), Г. К. Хурсевич (Институт геохимии и геофизики НАН Беларуси). Конференция проходила в пригороде Минска на базе дома отдыха «Алеся» Белтрансгаза. Тематика «Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей» объединила 66 специалистов из 40 учреждений 8 стран.

Как видно из приведенного перечня, тематика Школ ставила особо острые вопросы, которые обсуждались на заседаниях. В резолюциях отражались достижения и намечались пути развития диатомологии. Таким образом, из элемента учебного процесса, семинара для студентов, Школы стали организующим и объединяющим началом, где передаются опыт и традиции от поколения к поколению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Генкал С. И., Гогорев Р. М., Корнева Л. Г., Стрельникова Н. И. VIII Школа диатомологов России и стран СНГ (Борок, 16—19 сентября 2002 г.) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 694—696.

Лихошвай Е. В., Макарова И. В., Стрельникова Н. И. V Школа диатомологов (Иркутск, 16—20 марта 1993 г.) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 155—157.

Макарова И. В. Первая Всесоюзная школа диатомологов (Репино Ленинградской обл., 15—19 марта 1982 г.) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1716—1721.

Макарова И. В. Второй рабочий семинар диатомологов (Борок, 16—20 IV 1984) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 717—718.

Макарова И. В., Гусляков Н. Е. Третья Всесоюзная школа диатомологов (Одесса, 7—12 сентября 1987 г.) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1483—1486.

Макарова И. В., Рябушко Л. И. Четвертая школа диатомологов (Севастополь, 22—27 апреля 1991 г.) // Альгология. 1992. Т. 2. № 3. С. 106—108.

Макарова И. В., Стрельникова Н. И., Власов Б. П., Хурсевич Г. К. VI Школа диатомологов (Минск, 15—18 мая 1995 г.) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 9. С. 132—133.

Макарова И. В., Стрельникова Н. И., Генкал С. И., Корнева Л. Г. VII Школа диатомологов СНГ (Борок, 7—10 сентября 1999 г.) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 128—131.

Стрельникова Н. И., Генкал С. И., Гогорев Р. М. IX Школа диатомологов (Борок, 13—16 сентября 2005 г.) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 9. С. 1434—1437.

УДК 561 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 9

© Г. К. Хурсевич,[1] А. А. Свирид,[2] С. В. Демидова,[1] Н. И. Стрельникова[3]

ЮБИЛЕЙНАЯ X МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ДИАТОМОЛОГОВ СТРАН СНГ (9—14 СЕНТЯБРЯ 2007 Г., МИНСК)

G. K. KHURSEVICH, A. A. SVIRID, S. V. DEMIDOVA, N. I. STRELNIKOVA.
THE JUBILEE X INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE OF DIATOMOLOGISTS FROM THE COUNTRIES OF CIS (SEPTEMBER 9—14, 2007, MINSK)

[1] Институт геологии, геохимии и геофизики НАН Беларуси
220141 Минск, ул. Купревича, 7
[2] Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка
220050 Минск, ул. Советская, 18
[3] Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Поступила 06.12.2007

Юбилейная X Международная научная конференция диатомологов стран СНГ состоялась 9—14 сентября 2007 г. близ Минска в Алехновичах на базе дома отдыха «Алеся» БЕЛТРАНСГАЗА. Организаторами конференции были Белорусский государственный педагогический университет им. Максима Танка (БГПУ), Белорусский государственный университет (БГУ), Институт геохимии и геофизики НАН Беларуси и Русское ботаническое общество РАН. Конференция была финансово поддержана БГПУ. Материалы конференции опубликованы в сборнике «Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей» (Минск, 2007).

В работе конференции по теме «Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей» участвовали 66 специалистов из 40 научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений 8 стран: Беларусь (Минск, Гродно), Грузия (Тбилиси), Израиль (Хайфа), Литва (Вильнюс), Польша (Варшава), Россия (Борок, Брянск, Владивосток, Екатеринбург, Ильменский заповедник, Иркутск, Москва, Петрозаводск, Петропавловск-Камчатский, С.-Петербург, Сыктывкар, Тольятти, Тюмень, Ярославль), Украина (Киев, Одесса, Севастополь, Феодосия), Чехия (Требонь). Было заслушано 62 доклада, в которых отражены результаты исследований диатомовых водорослей, проведенных в различных регионах на территории стран СНГ и сопредельных стран за последние годы. Кроме того, проведена дискуссия по теме «Экологические группировки диатомовых водорослей» под руководством С. Ф. Комулайнена, С. С. Бариновой и А. А. Свирид. В работе конференции участвовали как ведущие специалисты, так и студенты, аспиранты и многие молодые специалисты.

На открытии конференции с докладом об истории диатомовых школ выступила проф. **Н. И. Стрельникова.** В докладе отражены основные направления в развитии диатомологии на территории России и сопредельных стран за последние 25 лет, начиная с 1982 г. — времени проведения Первой Всесоюзной диатомовой школы в Репино, близ Ленинграда. Информационные доклады о 19-м Международном диатомовом симпозиуме (август 2006 г.) в Иркутске-Листвянке на оз. Байкал доложила **Т. А. Щербакова,** а о Первом симпозиуме диатомологов Центральной Европы в Берлине (март 2007 г.) — **Г. К. Хурсевич.**

Доклады Юбилейной конференции были заслушаны и обсуждены на 3 секциях: «Морфология, систематика и биология диатомовых водорослей», «Экология, география, флористика», «Эволюция диатомовых водорослей. Биостратиграфия». На заседании секции «Морфология, систематика и биология диатомовых водорослей» был представлен и с большим интересом заслушан заказной доклад **Т. А. Щербаковой** «Молекулярная экология диатомовых водорослей». **Н. А. Давидович** доложил о внутриклоновом воспроизведении у раздельнополых видов диатомовых водорослей. В 8 устных докладах освещены морфология, таксономия и классификация некоторых родов диатомей: род *Pliocaenicus* Round & Håkansson и его стратиграфическое распространение (**Г. К. Хурсевич, К. Стачура-Сухоплес**), морфологические особенности древнего вида *Aulacoseira hibschii* (Reichelt) Houk из типового разреза Varnsdorf и других разрезов Чехии (**V. Houk**), *Aulacoseira ovata* (Iwahashi) Akiba et Tanimura из нижнемиоценовых отложений хр. Такуе в Японском море (**М. В. Усольцева** с соавт.), морфология трехлучевого представителя рода *Tabellaria* Ehr. (**М. С. Куликовский**), морфология, систематика и экология токсичного планктонного вида *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle из Черного моря (**Л. И. Рябушко** с соавт.), новый для Черного моря вид *Attheya decora* West, встреченный в псаммоне и планктоне Одесского залива (**А. А. Тарасенко, Л. М. Теренько**), состав и экологическая характеристика планктонных видов — вселенцев в Черное море (**Л. М. Теренько**), видовое разнообразие, морфологические особенности и распространение диатомовых водорослей в Антарктике «летом» 2006—2007 гг. (**Р. М. Гогорев**).

8 стендовых докладов посвящены: морфогенезу и формированию створок панциря *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen (**О. В. Калюжная**), влиянию интенсивности света на скорость роста, светонасыщение и объем клеток некоторых планктонных морских диатомовых водорослей (**Р. И. Ли, О. А. Галатонова**), морфологии и экологии *Asterionella formosa* Hassall из водоемов Байкальского бассейна (**Г. И. Кобанова**), распространению *Aulacoseira subarctica* (O. Müll.) Haworth в Обской губе (**Л. А. Семенова**), видовому составу сем. *Fragilariaceae* в различных водных биотопах Камчатки (**Н. А. Шкурина** и др.), сезонной динамике численности *Stephanodiscus hantzschii* Grun. в реках Брянской обл. (**Л. В. Токман**), биомассе и доминирующим видам планктонных диатомей в небольших стратифицированных озерах умеренной зоны (**Г. С. Гусев**), диатомовым водорослям стоячих водоемов Среднего Тимана (**Ю. Н. Шабалина**).

На секции «Экология, география, флористика» заслушан заказной доклад **С. Ф. Комулайнена** о группировках водорослей в водных экосистемах, который в дальнейшем был активно обсужден многими участниками за круглым столом на эту же тему. В 22 устных и стендовых докладах этой секции были доложены интересные результаты о закономерностях широтного распределения диатомовых водорослей на Евразийском континенте (**С. С. Баринова**), о трансформации структуры диатомовых комплексов из озер малого и среднего размеров с использованием графического метода (**Л. В. Разумовский**), а также о диатомовых флорах разнотипных водоемов из различных регионов России и сопредельных стран.

Диатомовые водоросли озер, рек и водохранилищ России освещены в докладах: **Л. Г. Корневой** — водохранилища волжского бассейна; **Н. Г. Тарасовой** — р. Илеть, приток Волги; **Т. Н. Бурковой** — р. Сок, левобережный приток Саратовского водохранилища; **Н. Г. Тарасовой, Т. Н. Бурковой** — пруды г. Самары; **М. И. Ярушиной, Т. В. Еремкиной** — водоемы Среднего и Южного Урала; **А. А. Зубишиной, О. В. Бабаназаровой** — оз. Плещеево, **А. В. Лудиковой** с соавт. — водоемы С.-Петербурга и ближайших пригородов; **А. С. Нестерович** — болота охраняемой территории «Вепсского леса»; **Е. В. Лепской, Е. Г. Лупикиной** — вулканические озера Камчатки. Изучению почвенных диатомовых водорослей и возможностей их использования как объектов биологического мониторинга в районах добычи горючих полезных ископаемых (Большеземельская тундра) посвящен доклад **М. Ф. Дороховой.** О видовом составе диатомей в поверхностных осадках устья р. Амур и прилегающих морских акваторий доложено **М. С. Обрезковой.**

Результаты исследований диатомовых современных водоемов Беларуси были представлены в 5 докладах. В обзорном докладе **Т. М. Михеевой** с соавт. рассматривался вопрос о роли диатомовых водорослей в фитопланктоне разнотипных озер в разные периоды эволюции их трофического статуса. Один из докладов **Т. А. Макаревич** с соавт. был посвящен сообществам диатомовых водорослей в перифитоне оз. Нарочь на раковинах двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas, другой — многолетним исследованиям метафитона р. Свислочь. В докладе **Е. А. Сысовой** приведены данные о таксономической структуре диатомовых водорослей в слоях перифитона в озерах разного трофического статуса Белорусского Поозерья, а в докладе **А. А. Свирид** — об экологических группировках диатомовых водорослей в озерах Березинского заповедника.

На территории Украины сезонные изменения качественного и количественного состава диатомовых водорослей в эпифитоне макрофитов прибрежной зоны Одесского залива освещены в докладе **Г. В. Теренько**; данные о микрофитобентосе верхней части Каневского водохранилища — в докладе **Л. П. Ярмошенко.**

Доклад о диатомовых водорослях высокогорных озер Грузии представлен **Л. К. Кухалеишвили,** о таксономическом и экологическом составе диатомей термальных источников Памира, Таджикистан, — **Н. Б. Балашовой.**

Не менее интересные доклады (в количестве 18) были представлены на секции «Эволюция диатомовых водорослей. Биостратиграфия». С обобщающим докладом об этапности в эволюции пресноводных центрических диатомей на протяжении кайнозоя в Европе и Азии выступила **Г. К. Хурсевич.** Ханкайской диатомовой флоре Приморья и ее положению в региональной стратиграфической схеме неогена (в среднем миоцене) посвящен доклад **В. С. Пушкаря, О. Ю. Лихачевой.** Принципы построения зональной диатомовой шкалы континентального неогена Приморья изложены в докладе **О. Ю. Лихачевой** с соавт.

Результаты диатомовых исследований пресноводных плейстоценовых и голоценовых разрезов освещены в докладах **Л. Л. Ткаченко** (оз. Хубсугул), **М. В. Черепановой** (озера Эльгыгытгын и Эликчан), **Л. В. Разумовского** (озеро Борое в пределах Валдайской возвышенности, Глубокое в Московской обл. и Галичское в Костромской обл.), **О. С. Олюниной** (береговые торфяники Белого моря), **А. В. Лудиковой** (водоемы Карельского перешейка), **С. В. Демидовой** (18 верхнеплейстоценовых разрезов на территории Беларуси), **С. В. Демидовой, Г. К. Хурсевич** (верхнеплейстоценовый разрез Уручье в пределах г. Минска), **Б. Марциняк** с соавт. (3 нижнеплейстоценовых разреза северо-восточной Польши).

Большой интерес вызвал доклад **С. С. Костровой** о впервые полученных в России результатах изотопных исследований створок диатомовых водорослей из донных осадков озера Байкал.

Морская биостратиграфия была представлена в докладах **А. Ю. Гладенкова** о первой находке диатомей в опорном разрезе морского палеогена на п-ове Ильпинский, северо-восток Камчатки; **И. Б. Цой** о выделении на подводном хр. Витязя (островной склон Курило-Камчатского желоба) двух достоверно установленных зональных диатомовых комплексов, отнесенных к олигоцен-раннему миоцену и плиоцен-раннему плейстоцену; **А. П. Ольштынской** о раннемиоценовых комплексах диатомей, изученных в междуречье Днепр—Ингулец и на северном побережье оз. Сиваш (Украина); **А. В. Мельника** о сравнительной характеристике позднесарматских диатомовых комплексов разрезов мысов Зеленского и Коп-Такыл (Крым). Кроме того, доклад **G. Vaikutiene** был посвящен анализу видового и экологического состава диатомей в осадках литориновой и постлиториновой стадий Балтийского моря (на примере изучения трех колонок, взятых в юго-восточной части моря). В докладе **J. Kasperovichiene, I. Paunksnyte** были изложены результаты диатомового анализа поверхностных осадков Куронской лагуны — прибрежного мелководного озера, связанного протокой с юго-восточной частью Балтийского моря.

На заключительном заседании участники выразили благодарность оргкомитету и лично А. А. Свирид, Г. К. Хурсевич и С. В. Демидовой за хорошую организацию конференции и дружескую обстановку, которая окружала участников в течение всего времени, проведенного в окрестностях Минска, а также администрации Белорусского государственного педагогического университета им. Максима Танка за финансовую поддержку конференции.

Резолюция, принятая участниками

1. Отметить положительное значение всех 10 проведенных школ диатомологов (юбилейная X Школа именовалась уже Международной конференцией) в развитии научных и практических диатомовых исследований на всем постсоветском пространстве и впредь именовать такие Школы конференциями диатомологов.

2. Провести следующую XI Международную конференцию диатомологов в 2009 г. в Севастополе на базе Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины.

3. Сохранить систему заказных докладов-лекций по насущным проблемам диатомологии (по молекулярно-генетическим исследованиям, о размножении и жизненных циклах диатомовых водорослей, о современных таксономических преобразованиях в системе *Bacillariophyta*, о внутривидовой изменчивости диатомовых водорослей, о принципах флористического анализа применительно к диатомовым водорослям и др.).

4. Продолжить проведение «круглых столов» и организацию тематических рабочих групп на следующих конференциях.

5. Возобновить проведение рабочих семинаров между конференциями.

6. Начать подготовку к выпускам «Диатомовые водоросли России и сопредельных стран» по пеннатным представителям. С этой целью создать региональные группы для подготовки базы данных по единой выбранной компьютерной программе и просить Институт биологии внутренних вод РАН в лице С. И. Генкала и М. С. Куликовского быть кураторами сбора информации по пеннатным диатомовым водорослям из различных регионов стран СНГ.

7. Рекомендовать коллегам активный обмен информационными материалами и опубликованными источниками (статьями, монографиями, атласами и т. д.).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 9)

Стр.

ALGAE

Rhodymenia abyssicola Perestenko **sp. nov.** 1467

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 9)

Page

Zhurbenko M. P. Lichenicolous lichen species in Russia flora 1329
Vasilevich V. I., Bibikova T. V. Riverine vegetation in the Vyatka River floodplain . . 1354
Venzhik Yu. V., Frolova S. A., Koteyeva N. K., Miroslavov E. A., Titov A. F. Structural and functional features of *Triticum aestivum* (*Poaceae*) plants at the initial period of cold adaptation 1367

COMMUNICATIONS

Goroshkevich S. N. Crown structure and shoot diversity in *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) young generative trees 1378
Kuvaev V. B. Altitudinal distribution of vascular plants in Polar Urals 1393
Selyutina I. Yu., Cherkasova E. S., Karnaukhova N. A. The structure of coenopopulations of a rare species *Gueldenstaedtia monophylla* (*Fabaceae*) in the Central Altai 1414
Godin V. N. Sexual structure of *Potentilla fruticosa* (*Rosaceae*) coenopopulations in the Altay-Sayan mountain region 1423
Miroslavov E. A., Barmicheva E. M., Khodorova N. V. The tapetum and pollen grain structure in *Scilla sibirica* (*Liliaceae*) from outdoors and indoors 1444
Sherstneva O. A., Kotlova E. R., Kiseleva M. A. The development of membrane hydrophobic component in *Ruppia spiralis* (*Ruppiaceae*) grown in optimal and osmotic stress conditions 1453

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Perestenko L. P. A new species of *Rhodymenia* (*Rhodymeniaceae*, *Rhodophyta*) in the Japan and Okhotsk seas 1464

FLORISTIC RECORDS

Korkischko R. I. *Cynanchum nipponicum* (*Asclepiadaceae*), a new species for the flora of Russia from Primorie Territory 1471
Bolotova Ya. V., Kozyr I. V. *Caulinia tenuissima* (*Najadaceae*), a new species for the flora of Amur Region 1473

CHROMOSOME NUMBERS

Krasnikov A. A., Erst A. S. Chromosome numbers of some species of the genus *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) from Siberia 1475

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Matveev V. I., Solovjova V. V., Saxonov S. V. Igor Mikhailovich Raspopov (on the 80th birthday and the 60th anniversary of scientific activity) 1477
Starshova N. P. Rosa Efimovna Levina a scientist and a teacher 1484

OBITUARIES

Kudrjaschova G. L. In memoriam: Tamara Nikitichna Popova (1940—2007) 1489

CHRONICLES

Strelnikova N. I., Khursevich G. K. On the history of diatom schools in Russia 1498
Khursevich G. K., Svirid A. A., Demidova S. V., Strelnikova N. I. The jubilee X International scientific conference of diatomologists from the countries of CIS (September 9—14, 2007, Minsk) 1506
Index of new plant names 1511

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. № 9)

Стр.

Журбенко М. П. Лихенофильные виды лишайников во флоре России 1329
Василевич В. И., Бибикова Т. В. Растительность прирусловой поймы реки Вятки 1354
Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К., Мирославов Е. А., Титов А. Ф. Структурно-функциональные особенности растений *Triticum aestivum* (*Poaceae*) на начальном этапе холодовой адаптации 1367

СООБЩЕНИЯ

Горошкевич С. Н. Структура кроны и разнообразие побегов у молодых генеративных деревьев *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) 1378
Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений на Полярном Урале 1393
Селютина И. Ю., Черкасова Е. С., Карнаухова Н. А. Структура ценопопуляций редкого вида *Gueldenstaedtia monophylla* (*Fabaceae*) в Центральном Алтае . . . 1414
Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Potentilla fruticosa* (*Rosaceae*) в Алтае-Саянской горной области 1423
Мирославов Е. А., Бармичева Е. М., Ходорова Н. В. Структура тапетума и пыльцевого зерна *Scilla sibirica* (*Liliaceae*) в открытом и закрытом грунте 1444
Шерстнёва О. А., Котлова Е. Р., Киселева М. А. Формирование гидрофобного компонента клеточных мембран *Ruppia spiralis* (*Ruppiaceae*) в норме и в условиях осмотического стресса 1453

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Перестенко Л. П. Новый вид *Rhodymenia* (*Rhodymeniaceae*, *Rhodophyta*) Японского и Охотского морей 1464

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Коркишко Р. И. *Cynanchum nipponicum* (*Asclepiadaceae*) — новый вид для флоры России из Приморского края 1471
Болотова Я. В., Козырь И. В. *Caulinia tenuissima* (*Najadaceae*) — новый вид для флоры Амурской области 1473

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Красников А. А., Эрст А. С. Числа хромосом некоторых видов рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Сибири 1475

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Матвеев В. И., Соловьева В. В., Саксонов С. В. Игорь Михайлович Распопов (к 80-летию со дня рождения и 60-летию научной деятельности) 1477
Старшова Н. П. Роза Ефимовна Левина — ученый и учитель 1484

ПОТЕРИ НАУКИ

Кудряшова Г. Л. Памяти Тамары Никитичны Поповой (1940—2007) 1489

ХРОНИКА

Стрельникова Н. И., Хурсевич Г. К. К истории Школ диатомологов России . . . 1498
Хурсевич Г. К., Свирид А. А., Демидова С. В., Стрельникова Н. И. Юбилейная X Международная научная конференция диатомологов стран СНГ 1506
Указатель новых названий растений 1511

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 9. 1329—1512.*